Zur Funktion und Struktur der Palpen und ihres Sensillenfeldes bei Gryllus bimaculatus De Geer

Ursula Klein

1979

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535715_0014

Zur Funktion und Struktur der Palpen und ihres Sensillenfeldes bei Gryllus bimaculatus De Geer

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

des Fachbereichs Biologie

der Ludwig-Maximilians-Universität

München

vorgelegt von

Ursula Klein

aus Rüsselsheim

München 1979

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

1. Berichterstatter: Prof. Dr. D. Schneider
2. Berichterstatter: Prof. Dr. U. Smola
Tag der mündlichen Prüfung: 5. März 1979

A. ALLGEMEINE PROBLEMSTELLUNG 1

B. EINSATZ DER PALPEN BEI VERSCHIEDENEN VERHALTENSWEISEN 4

I. Einleitung 4

II. Material und Methoden 6

III. Ergebnisse 8

1. Gerichteter Einsatz beider Palpenpaare 8

1.1. Beteiligung am Freßverhalten 8

1.2. Beteiligung am Putzverhalten 14

1.2.1. Antennenputzen 14
1.2.2. Antennenputzen mit amputierten Labialpalpen 20
1.2.3. Beinputzen 20
1.2.4. Säuberung der Putzwerkzeuge 22

1.3. Das Problem chemischer Kommunikation bei der Balz und die mögliche Rolle der Palpen 24

1.3.1. Begegnungsstudien 26
1.3.2. Wahlversuche 33

2. Koordination der Sondierungsbewegung der Maxillarpalpen 37

2.1. Parameterdefinitionen 40

2.2. Rhythmische Beziehungen des Maxillarpalpus zur Bewegung von Vorderbeintibia und Antenne 42

2.3. Analyse der Antennenbewegung 42

2.4. Analyse der Maxillarpalpenbewegung 45

2.4.1. Winkelstellungen des Maxillarpalpus einer Seite 45
2.4.2. Bewegungsbahn des Maxillarpalpus einer Seite 49
2.4.3. Koordination der Bewegungen beider Maxillarpalpen 53

2.5. Gegenseitiger Einfluß von Antenne und Maxillarpalpus 54

IV. Diskussion zur Verhaltensanalyse 57

C. FUNKTIONSPRÜFUNG DER SENSILLEN AUF PALPEN UND ANTENNEN 65

I. Einleitung 65

II. Material und Methoden 65

III. Ergebnisse 66

1. Elektro-Antennogramme 66

2. Einzelzellableitungen an Kontakt-Chemorezeptoren 68

IV. Diskussion zur Elektrophysiologie 70

D. MORPHOLOGIE DER PALPEN UND IHRER SENSILLEN 74

I. Einleitung 74
II. Material und Methoden 75
III. Ergebnisse 76

1. Aufbau der Palpen 76
1.1. Cuticulastruktur 79
1.2. Palpenmorphologie 83

2. Feinstruktur der Sensillen auf der Maxillarpalpenspitze 89
2.1. Sensillen mit Wandporen: Typ A, C1, C2 94
2.2. Sensillen mit Spitzenporus 97
2.2.1. Typ B und sein Spitzenporensystem 97
2.2.2. Typ D, E und der Aufbau des Sockelbereichs 101
2.3. Sensillen ohne Poren: Typ F, G1, G2 106
2.4. Vergleich der extrazellulären Liquorräume 109
2.5. Vergleich der Sockelstrukturen 111

3. Topographie der Sensillen auf der Maxillarpalpenspitze 114

4. Vergleich des Sensillenbesatzes von Palpen und Antennen 119
4.1. Sensillen des Palpenschaftes 119
4.2. Sensillen der Antenne 119

5. Durchmesser der Axone 122

IV. Diskussion zur Morphologie 132

E. ABSCHLUSSDISKUSSION 141

F. ZUSAMMENFASSUNG 150

G. LITERATURVERZEICHNIS 152

A. ALLGEMEINE PROBLEMSTELLUNG

Um die spezifische Lebensweise eines Tieres in seiner Angepaßtheit an die Umwelt zu verstehen, muß man seine "Merkwelt" (UEXKÜLL & KRISZAT,1934) kennen lernen. Dazu müssen die Sinnesorgane und die von ihnen aus der Umgebung aufgenommenen Informationen erfaßt werden, die das Verhalten des Tieres beeinflussen.

Bei Insekten sind die Antennen hauptsächlich als Riechorgane gut untersucht. Sie gelten zusammen mit den Augen als wichtige sensorische Eingänge des Kopfes. Um den rezeptorischen Fähigkeiten eines Insekts jedoch gerecht zu werden, sind auch die kaum untersuchten Modalitäten der Antennen zu berücksichtigen. Darüber hinaus dürfen weniger auffällige Organe nicht außer acht gelassen werden, wie z.B. die Palpen. Von ihnen weiß man im Vergleich zu den Antennen äußerst wenig. Insbesondere ist über das Zusammenspiel der verschiedenen Sinnesorgane nichts bekannt.

Die Bezeichnung "Antennen" läßt an eine Rolle der Fühler als Fernsinnesorgane denken; die Bezeichnung "Palpen" dagegen weist bei den Mundtastern auf den Funktionskreis "Tasten" hin. Damit werden ihnen mechano- und kontaktchemorezeptorische Eigenschaften zugeordnet. Bei Insekten sind die äußeren chemischen Sinne jedoch nicht in unimodaler anatomischer Einheit angeordnet. Chemorezeptoren können auf der gesamten Körperoberfläche verteilt sein (DETHIER & CHADWICK, 1948; FRINGS & FRINGS, 1949). Zudem treten Rezeptoren verschiedener Modalitäten nebeneinander auf dem gleichen Organ auf, vergleichbar etwa zu den Hautsinnen des Menschen. Daher sollen im folgenden die mit Rezeptoren dicht besetzten Antennen und Palpen als "multimodale Rezeptororgane" bezeichnet werden, um ihre strukturelle und funktionelle Einheit zu betonen.

Die Palpen wurden an Grillen studiert, da sie als Vertreter der Orthopteren beißend-kauende Mundwerkzeuge mit zwei gut

ausgebildeten Mundtaster-Paaren besitzen. Diese tragen noch ursprüngliche Merkmale und sind keiner Umgestaltung oder Reduktion unterworfen. Außerdem werden sie im Laufe der hemimetabolen Ontogenie kontinuierlich weiter entwickelt und nicht wie bei Holometabolen umstrukturiert.

Die Lebensweise der auf dem Boden wohnenden, z.T. Höhlen grabenden, auch nachtaktiven Grillen läßt neben den Antennen weitere hochdifferenzierte Tastorgane notwendig erscheinen, um bei Eiablage, Höhlenbau oder Futtersuche Informationen über den Untergrund zu erhalten. Grillen sind omnivor. Dies verlangt zur Auswahl des Genießbaren entsprechende Rezeptoren im Mundbereich.

Bei vielen Orthopteren, insbesondere sozial lebenden, werden chemische Signale in der intraspezifischen Kommunikation benutzt (MATTHES, 1960; NORRIS, 1970; JACOBSON, 1972). Auch bei Grillen mehren sich die Hinweise, daß zum Erkennen des Geschlechtspartners neben der mechanischen und der auffälligen akustischen Kommunikation chemische Signale beteiligt sind (LEVITA, 1962; SEXTON & HESS, 1968; RENCE & LOHER, 1977). Möglicherweise sind dabei die Rezeptoren der Palpen von Bedeutung, da in der komplizierten Verhaltenskette der Balz intensiver Kontakt im Nahbereich unter Einsatz der Palpen beobachtet wurde (ZIPPELIUS, 1949).

In dieser Arbeit wird zur funktionalen Bedeutung der Palpen selbst und im Vergleich zu den Antennen ihr Einsatz in verschiedenen Verhaltensweisen beschrieben. Der Bewegungsspielraum der gelenkigen Gliedmaßen wurde durch die Laufanalyse erfaßt. Sie erbringt ferner Hinweise zur übergeordneten zentralnervösen Kontrolle. Lichtmikroskopische Studien klärten den Aufbau der Gelenke, auf deren Ausstattung mit Propriorezeptoren rasterelektronenmikroskopische Bilder hinweisen.

Die sensorische Funktion wird durch die Beschreibung der in einem Sensillenfeld auf der Palpenspitze konzentrierten Rezeptoren belegt. Das Sensillenfeld wurde durch quantitative raster-elektronenmikroskopische Studien in Bezug auf Anzahl und

räumliche Verteilung erfaßt. Feinstrukturelle transmissionselektronenmikroskopische Untersuchungen an Dünnschnittserien gaben Details über den Aufbau der einzelnen Sensillentypen und Hinweise auf ihre Funktion, die durch Ergebnisse von orientierenden elektrophysiologischen Messungen gestützt werden.

Es wird gezeigt, daß sich die Sensillentypen der Palpenspitzen und der Antennen im Hinblick auf äußere Strukturmerkmale gleichen. Aufgrund dieser Ergebnisse und der Untersuchungen zum Einsatz von Antennen und Palpen bei verschiedenen Verhaltensweisen werden abschließend die Funktionsbereiche der beiden chemorezeptorischen Organe verglichen.

Danksagung:

Ich danke Herrn Prof. Dr. D. Schneider für Themenstellung und Arbeitsplatz, sowie für hilfreiche Diskussionen. Herrn Prof. Dr. F. Huber sei gedankt für das ständige Interesse am Fortgang der Arbeit, die er durch sachkundigen Rat unterstützte. Herrn Prof. Dr. H. Altner, Universität Regensburg, gilt der besondere Dank für die lebhafte Anteilnahme an der Arbeit und die klärenden Diskussionen, die vor allem in strukturellen Fragen mit den Weg wiesen. Gleichzeitig ermöglichte er in seinem Institut die umfangreichen Untersuchungen am Raster-Elektronenmikroskop. Wesentlichen Beitrag in der Trans-Elektronenmikroskopie leistete Frau B. Müller, die die Präparation übernahm und mit ständiger Hilfsbereitschaft zur Seite stand. Nicht zuletzt sei den Mitglieder der Abteilung Schneider für ihre Unterstützung gedankt. Schließlich gilt ein spezieller Dank Herrn Dr. Th. Weber für seine unermüdliche Diskussionsbereitschaft und seine wertvollen Ratschläge.

B. EINSATZ DER PALPEN BEI VERSCHIEDENEN VERHALTENSWEISEN

I. Einleitung

Um Hinweise zur biologischen Bedeutung der Palpen zu erhalten, wurden bevorzugt solche Verhaltensabläufe studiert, die als gut untersucht gelten, bei denen die Palpen aber bisher weitgehend unbeachtet blieben. Daher sollte hier aus der Art und Weise, sowie dem Zeitpunkt ihres Einsatzes die spezielle Rolle der Mundtaster innerhalb dieser Verhaltensweisen herausgearbeitet werden.

Grillen setzen die Palpen im Freßverhalten bei der Suche und Auswahl geeigneter Nahrung und bei der Kontrolle der Nahrungsaufnahme ein (vgl. HUBER, 1960). Bei Locusta und Schistocerca konnten den verschiedenen Rezeptoren auf Antennen, Palpen und den übrigen Mundwerkzeugteilen einzelne Entscheidungsstufen bei der Annahme oder Ablehnung des Futters zugewiesen werden (HASKELL & MORDUE (LUNTZ), 1969; HASKELL & SCHOONHOVEN, 1969; BERNAYS & CHAPMAN, 1973, 1974 a, b, c; BARTON-BROWNE & VAN GERWEN, 1976). Für entsprechende Experimente zur Rezeptorfunktion der Palpen bei Grillen sind gute Vorkenntnisse des Freßverhaltens notwendig. Bei der Species Gryllus bimaculatus sind allerdings weder natürliche Nahrungspräferenz und Freßgewohnheiten (Menge, Zeitpunkt, Dauer, Häufigkeit) noch die Rezeptorausstattung der Mundregion genauer bekannt. Im folgenden wurde deshalb nicht die Kontrolle des Freßablaufs, sondern zunächst grundlegend der mechanische Vorgang der Nahrungsaufnahme betrachtet (vgl. GANGWERE, 1960; POPHAM, 1969).

Bei einem großen Teil aller Putzbewegungen nehmen Grillen die Mundwerkzeuge zu Hilfe (HUBER, 1955). Dies ist nach JANDER (1966) ein ursprüngliches Merkmal des Säuberungsverhaltens. Die bisherigen Untersuchungen faßten das Putzen als weitgehend starre Verhaltensweise auf und fragten nach dem Ausmaß an Plastizität, ohne die Palpen näher zu erwähnen (HUBER, 1955; DE RIDDER, 1974).

Im Balzverhalten kommt es während der Werbephase zur Kontaktaufnahme beider Partner mit Antennen und Palpen (REGEN, 1913 a, b; GERHARD, 1913, 1914; ZIPPELIUS, 1949; HUBER, 1955; ALEXANDER, 1962). Jedoch wurde vor allem die akustische Kommunikation studiert, bei der aber trotz artspezifischer Lautmuster Verwechslungen in der Beantwortung vorkommen können (DATHE, 1974). HÖRMANN-HECK (1957) stellte fest, daß sich Gryllus bimaculatus-Weibchen mit Gryllus campestris-Männchen unter experimentellen Bedingungen paaren, die reziproke Kreuzung der beiden nahe verwandten Arten dagegen nur selten gelingt,

"da sich bei bimaculatus das Männchen den Geschlechtspartner wählt (balzauslösender weiblicher Schlüsselreiz), bei campestris das Weibchen (Werbegesang und noch ein männlicher Schlüsselreiz zum Aufsteigen)".

Die Autorin vermutet in beiden Fällen einen geruchlichen Reiz. Ein solches chemisches Signal müßte im Nahbereich wirken und könnte über die Palpen rezipiert werden. Daher wurden in dieser Arbeit G. bimaculatus-Männchen in Gegenüberstellungen mit G. campestris-Weibchen oder Vertretern der eigenen Art bzw. in Wahlversuchen zwischen beiden Gruppen auf das Erkennen des Balzpartners geprüft, um Hinweise auf die Beteiligung chemischer Signale zu erhalten.

Bei dem nachfolgend beschriebenen Einsatz beider Palpenpaare sind zwei Typen von Bewegungsmustern zu unterscheiden:

- der gerichtete Einsatz beim gezielten Gebrauch eines Palpus (Fressen, Putzen)
- die rhythmische, schnell tastende Sondierungsbewegung, die meist auf die Maxillarpalpen beschränkt bleibt.

Während der Lokomotion ist die Sondierungsbewegung in nahezu reiner Form zu beobachten. Daher wurde sie dort, zusammen mit dem sie begleitenden Pendeln der Antennen beschrieben. Neben der Darstellung des räumlichen Aktionsfeldes wurde die Ankopplung der Palpenbewegung an die anderen Rhythmen studiert.

II. Material und Methoden

Versuchstiere

Als Versuchstiere dienten adulte Männchen und Weibchen von Gryllus bimaculatus De Geer (ergänzend auch Acheta domesticus L. und Gryllus campestris L.). Alle Tiere entstammten der institutseigenen Zucht, wo sie bei 27°C, 30-35% rel. Luftfeuchte und einem L-D-Wechsel von 13:11 in torfgefüllten Zuchtwannen (25 x 52 x 30 cm) in Gruppen zu 20 - 60 Tieren gehalten wurden. Das Futter bestand aus Kopfsalat und einer Mischung aus Hunde-Latz®, Haferflocken, getrockneten Insekten und Trockenhefe.

Studien verschiedener Verhaltensweisen (Fressen, Putzen, Balz)

Zur Beobachtung des Freßablaufs wurde Tieren, die 2 oder mehr Tage gehungert hatten, ein frisches Salatblatt angeboten. Putzhandlungen waren meist ohne spezielle Auslösung zu beobachten. Antennenputzen wurde darüber hinaus durch Betupfen der Fühler mit verdünnter Essigsäure (DE RIDDER, 1974) hervorgerufen. Zur Auslösung des Balzverhaltens wurde je ein Männchen und Weibchen zusammengesetzt, die vorher mehrere Tage isoliert waren.

Als Beobachtungsanordnungen dienten:
- eine über einen Hebel drehbare konische Korkplattform (15 mm Dicke, 60 mm oberer, 50 mm unterer Durchmesser)
- gläserne Küvetten (35 x 35 x 76 mm)
- gläserne Objektträger, auf denen die Tiere mit einem Klebeband befestigt wurden, um die Bewegung der Mundwerkzeuge von der Kopfunterseite her zu beobachten.

Das Verhalten wurde mit einer Videoanlage (Grundig Recorder BK 401 ED, Grundig Kamera FA 73 mit 2/3" Newvicon, Monitor 23 cm Bildschirm) aufgezeichnet. Der Verhaltensablauf wurde auf Folien sequenziert, die Dauer über Bildanzahl und Filmgeschwindigkeit (50 Hz) berechnet. Zusätzlich wurden wichtige Verhaltensabschnitte durch Standphotos (Nikon F2 Spiegelreflex-Kamera, Braun Blitzgerät F 900) dokumentiert.

Begegnungsstudien

Adulte Gryllus bimaculatus-Männchen wurden mit G. bimaculatus-Männchen oder -Weibchen und G. campestris-Weibchen, jeweils adult bzw. im letzten Larvenstadium, gegenübergestellt. Die Tiere waren seit der Imaginalhäutung isoliert gehalten und zum

Zeitpunkt der Versuche 3 - 4 Wochen alt. Sie wurden in torfgefüllten Plexiglasbehältern (20 x 10 x 10 cm) beobachtet, die durch eine Plexiglaswand in zwei quadratische Abschnitte trennbar waren. Jeweils zwei Tiere wurden getrennt eingesetzt. Versuchsbeginn war nach einer Eingewöhnungszeit von ca. 5 min. das Entfernen der Trennwand. Protokolliert wurden die Reaktionen beim Aufeinandertreffen beider Tiere.

Wahlversuche

Zur Auffindung des arteigenen Weibchens wurden in einer Plexiglaswanne (28 x 52 cm Grundfläche, mit mittelfeinem, hitzesterilisiertem Sand bedeckt) ein G. bimaculatus- und ein G. campestris-Weibchen jeweils unter ein ausgeglühtes Messinggazekörbchen (6 cm Durchmesser, 3 cm Höhe, 1 mm Maschenweite) gesetzt. Nach Einsetzen des G. bimaculatus-Männchens wurde sein Laufweg mit einer Videokamera (AKAI VC 150, 2/3" Videcon, Recorder VC 110) aufgezeichnet und zur Auswertung auf ein Fernsehgerät (56 cm Bildschirm) überspielt.

Zur Charakterisierung der Männchen-Reaktionen wurde die Aufenthaltsänderung auf der in 7 x 13 Quadrate (= 4 cm Kantenlänge) aufgeteilten Grundfläche in Form der jeweils durchlaufenen Quadrate protokolliert und alle 5 sec eine Zeitmarke gesetzt. Je ein Messingkörbchen mit seinem Umfeld nahm die Fläche von 9 Rasterquadraten ein. In der Darstellung der Ergebnisse wurden nur die Orte zum Zeitpunkt der 5 sec-Marke benutzt. Die Zeit des Aufenthalts wurde ausgedrückt in Anzahl jeweils gezählter Meßpunkte in 5 sec-Intervallen von insgesamt 100 Werten (resp. %). Die Aufenthaltsdauer im 9-er Feld des G. bimaculatus-Weibchens wurde gegenüber dem 9-er Feld des G. campestris-Weibchens betrachtet; der Aufenthalt in den restlichen 73 Feldern wurde in einem dritten Wert zusammengefaßt.

Filmanalyse mit Einzelbildauswertung der Maxillarpalpenbewegung während der Lokomotion

Zur Aufzeichnung der Laufbewegungen aus seitlicher und frontaler Sicht wurden Filmaufnahmen (Pathé-electronic 16 mm) von Grillen erstellt, die sich auf einem Laufrad bewegten (Rand einer Feinstyroporscheibe, 21 mm Dicke = Laufbahn, 31 cm Durchmesser). Ein mit Wachs-Kollophonium-Gemisch (2:1) auf dem Prothorax befestigter Kupferhalter diente nach Einfädeln in eine gehalterte Drahtschlaufe als Führungsstift (vgl. Abb. 12).

Ausgewertet wurden Laufsequenzen von
i) intakten Tieren,
ii) Tieren mit amputierten Maxillarpalpenspitzen (nicht früher

als 2 Stunden nach Operation),
iii) Tieren mit am Kopf nach hinten festgelegten Antennen (mit Wachs-Kollophonium-Gemisch).
Zur Kontrolle der Filmgeschwindigkeit wurde parallel eine blinkende Leuchtdiode (5 Hz) mitphotographiert.

Papierabzüge der Filmnegative (10-fache Vergrößerung) wurden bildweise über einen Kurvendigitalisierer ausgewertet (Summagraphics, Fairfield Conn., USA, 51 x 51 cm, Punktauflösung 100 pro cm) und über ein Interface einem Computer zugeführt (PDP 11/40 DEC-Lab). Mit selbst entwickelten Rechenprogrammen zur Datenerfassung und -auswertung wurden aus den Koordinaten der Bildpunkte die Winkelstellungen der einzelnen Gliedmaßen und relativen Ortskoordinaten verschiedener Gelenkpunkte ermittelt sowie Häufigkeitsverteilungen der Winkel erstellt. (Näheres zur Parameterdefinition siehe Kap. III. 2.1.). Die graphischen Darstellungen des zeitlichen und räumlichen Verlaufs der einzelnen Parameter wurden vom Bildschirm (GT 40) abphotographiert und als Vorlage für die Abbildungen benutzt.

Zum Assoziationstest von OLMSTEAD und TUKEY (SOKAL & ROHLF , 1969) wurden Korrelogramme erstellt. Der Test ermöglicht nur Aussagen über das Vorhandensein einer Korrelation, ohne quantitative Angaben über ihr Ausmaß zu liefern.

III. Ergebnisse

1. Gerichteter Einsatz beider Palpenpaare

1.1. Beteiligung am Freßverhalten

Grillen nehmen Nahrung unterschiedlicher Form, Größe und Konsistenz auf. Daraus ergibt sich die Frage nach dem jeweils angepaßten Einsatz der Mundwerkzeuge im Freßverhalten. Unter Laborbedingungen ist zu beobachten, daß einzelne feste Nahrungspartikel - meist relativ große oder besonders harte - mit den Mandibeln erfaßt und in ein Versteck getragen werden. Das Auffinden von Futter löst bei ihnen also keineswegs sofort Fressen aus. Im folgenden soll als Beispiel für den Freßablauf das Zusammenspiel der Mundgliedmaßen beim Fressen eines blättrigen Futterstückes dargelegt werden.

Bietet man einer hungrigen Grille ein Salatblatt, frißt sie

bis zu einer halben Stunde. Plötzliche Veränderungen in der Umgebung (z.B. optische oder akustische Reize) führen, wenn überhaupt, nur zu kurzen Unterbrechungen. Als erstes versucht die Grille einen Blattrand zu finden, der sich für den Angriff mit den Mandibeln eignet, oder sie bringt das Blatt in eine entsprechende Position. Dabei stellen zunächst die Maxillarpalpen den Kontakt zum Futter her und halten ihn während weiterer Freßbewegungen aufrecht (Abb. 1 a). Während des Fressens können die Palpenspitzen (meist mit dem distalen Bereich der Ventralseite) einer Stelle des Blattes locker aufliegen und mit diesem hin und her bewegt werden, wobei sie die Bewegungen der Maxillen, von denen sie passiv mitgeführt werden, kompensieren. Außerdem kann das Blatt unter dem leicht nach oben angezogenen Labrum festgeklemmt werden (Abb. 1 b, 2). Das Blatt wird von den Maxillar- und Labialpalpen während des Fressens gestützt und gehalten. Die Maxillarpalpenspitzen berühren es vor allem mit den Innenflächen. Oft hält ein Vorderbein das Futterstück zusätzlich am Boden fest.

Zum Vorwärtsschieben des Blattes greifen die Maxillen mit den Lacinien synchron weit nach vorn unten aus und werden einwärts gedreht (Abb. 1 b). Beim Zurückziehen befördern sie das Blatt zwischen die mittlerweile gespreizten Mandibeln. Diese schliessen sich durch gleichzeitiges Einwärtsziehen und beißen so ein Stück ab. Der Vorgang ist periodisch und dauert etwa 400 - 500 msec. Die Mandibeln werden jeweils ca. 150 msec später als die Maxillen eingesetzt. Je nach Lage des Futters kann der Kopf während des Fressens aus einer anfänglich vorgestreckten Haltung nach unten gesenkt und anschließend wieder nach vorn aufgerichtet werden (Abb. 2, 3). Aus der Wiederholung solcher Abläufe, bei denen das Tier außerdem rückwärts geht, resultiert ein Fraßbild mit bogigem Blattrand (Abb. 3).

Geht einer noch hungrigen Grille das Futterstück verloren oder ist es aufgefressen, beginnt sie sofort mit einer typischen Suchbewegung (Abb. 4). Mit stark gesenktem Kopf tupft sie mit den distalen Spitzen der Maxillarpalpen den Boden ab, führt diese wieder nach vorn, und nun, mit den Spitzen flach aufliegend,

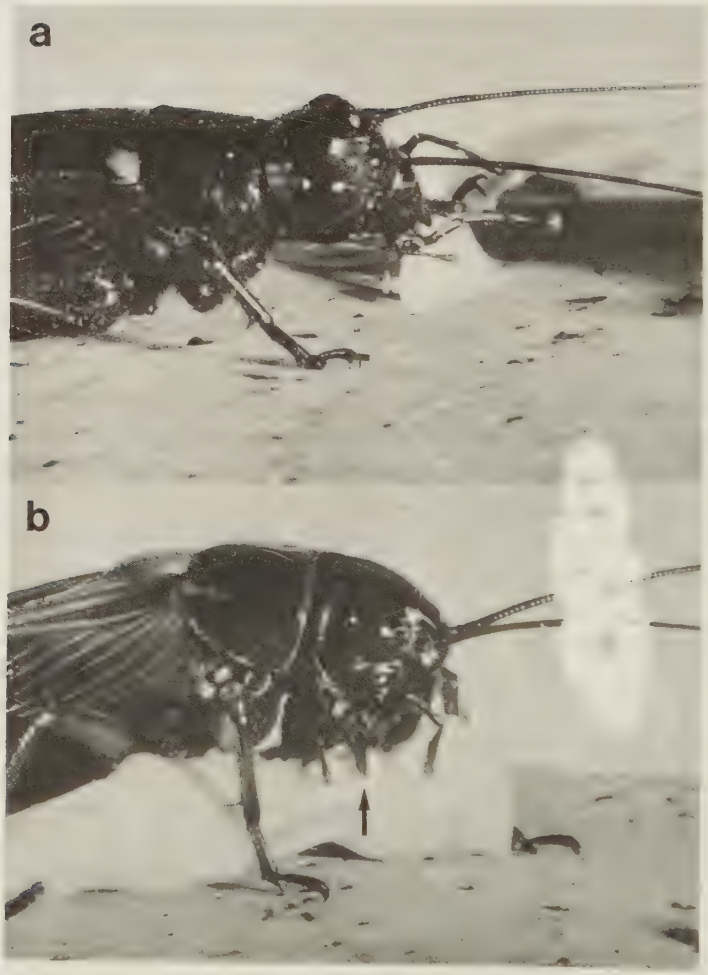


Abb. 1 Einsatz der Mundwerkzeuge beim Fressen

a) Vor Freßbeginn wird das Blatt unter Zuhilfenahme der Maxillar- und Labialpalpen ertastet und ausgerichtet.

b) Während des Fressens sichern die Palpen die Lage des Blattes; die Lacinien befördern es zum Abbeißen zwischen die Mandiblen.

(Pfeil: Maxillen)

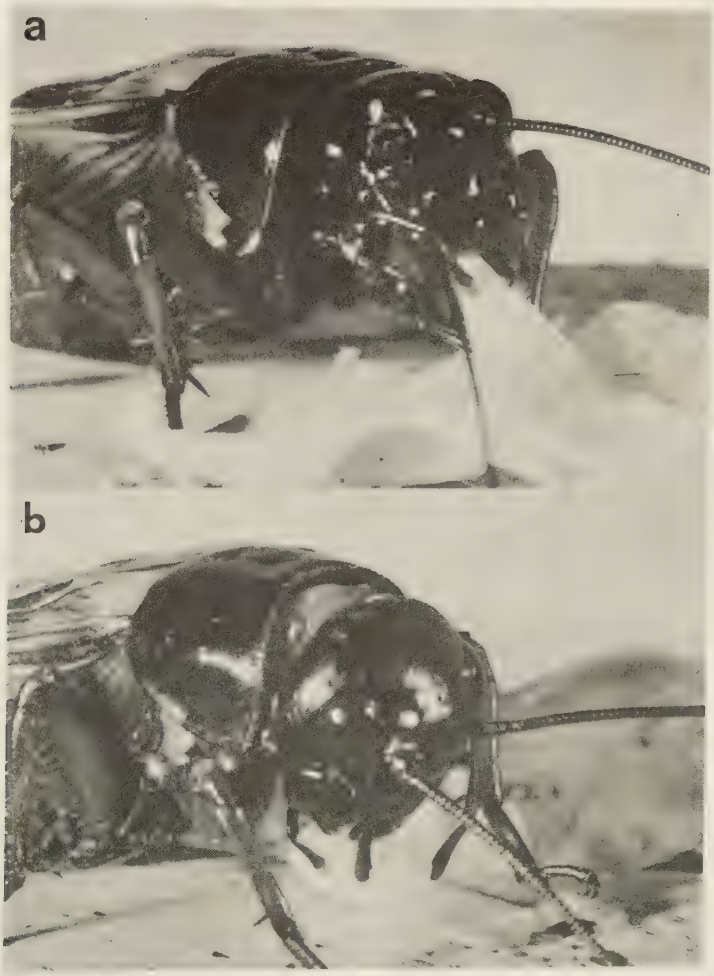


Abb. 2 Periodische Kopfbewegung beim Fressen eines Salatblattes

a) Zu Anfang einer Freßperiode vorgestreckter,

b) gegen Ende gesenkter Kopf.

(vgl. Schema, Abb. 3)

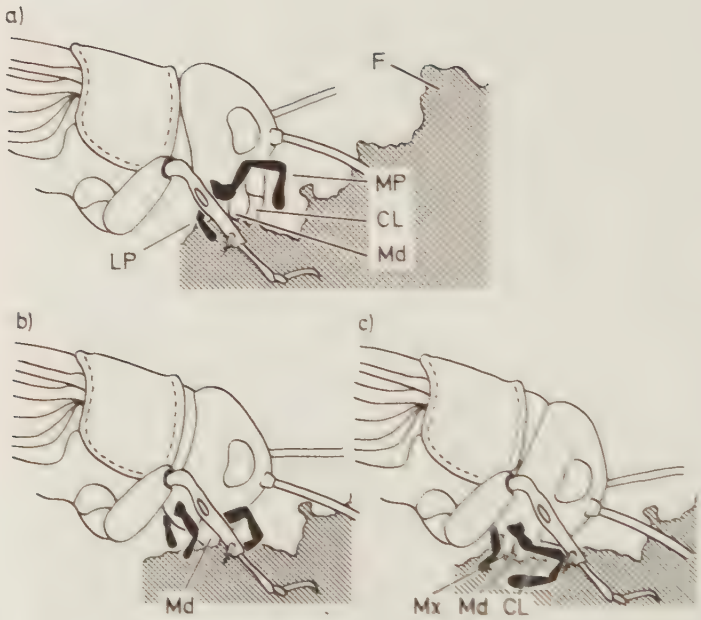


Abb. 3 Periodische Kopfbewegung und Fraßbild beim Fressen eines Salatblattes

(Skizzen nach Videoaufnahmen)

a) Zu Anfang einer Freßperiode vorgestreckter Kopf,

b) dann gerade Kopfhaltung,

c) gegen Ende gesenkter Kopf.

CL	Clypeolabrum	Md	Mandiblen
F	Futterstück (= Salat)	MP	Maxillarpalpen
LP	Labialpalpen	Mx	Maxillen

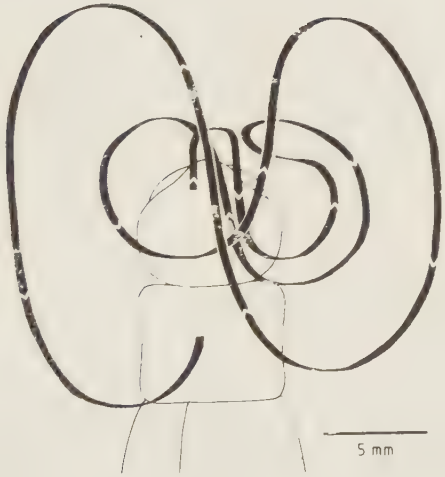


Abb. 4 Suchspur der Palpen nach Verlust des Futterstückes

Die Grille tastet die unter bzw. vor dem Kopf liegende Bodenfläche ab. Zur Vergrößerung des Suchradius kann sie dabei kleine Schritte vor- bzw. rückwärts gehen.

in einem Auswärtskreis im Uhrzeigersinn nach rechts. Die Labialpalpen werden ebenfalls ausgestreckt, erreichen den Untergrund aber oft nicht. Seitlich vor dem Prothorax angekommen, wird die Bewegung in umgekehrter Reihenfolge mit vergrößertem Radius durchlaufen. Bleibt die Suche vor dem Kopf und auf der einen Seite erfolglos, wird sie mit entsprechenden Palpierkreisen auf der Gegenseite fortgesetzt. Eine Acht beschreibend schwenkt das Tier mit weiter vergrößertem Suchradius den Kopf nach rechts und wieder nach links, wobei es kleine Schritte vor- bzw. rückwärts gehen kann. Solche Suchbewegungen sind nahezu stereotyp.

1.2. Beteiligung am Putzverhalten

1.2.1. Antennenputzen

Der Putzablauf läßt sich in zwei Abschnitte gliedern, in das Einfädeln der Antenne in die Mundgliedmaßen und den Bürstvorgang selbst (Abb. 5). Die Antenne senkt sich in den Basisgliedern. Anschließend neigt der Kopf sich in Richtung der zu putzenden Antenne. Das ipsilaterale Vorderbein wird nun im Coxa-Trochantergelenk angehoben und streicht über die Stirn, um den Fühler unter den tibialen Spornen einzuhaken und durch Einwärtsschwenken unter den Kopf zu führen. Dadurch wird die Antenne vor dem Kopf straff gespannt. Sie kann nun mit Unterstützung der Labialpalpen vom Labium und den Maxillen erfaßt werden. Vorderbein und Kopf werden während des Putzens entweder sofort oder verzögert in die Ausgangslage gebracht (vgl. HUBER, 1955; DE RIDDER, 1974).

Liegt die Antenne sicher zwischen den Mundteilen, schieben sich die Maxillen vorwärts, wobei die vorderen Abschnitte der Galeae erst auswärts bewegt und dann langsamer einwärts und rückwärts gezogen werden. Anschließend öffnen sie sich, schwingen nach vorn und ergreifen erneut die Antenne (Dauer des Bewegungszyklus der Maxille: 200 - 300 msec; davon Vorgreifen: 70 - 100

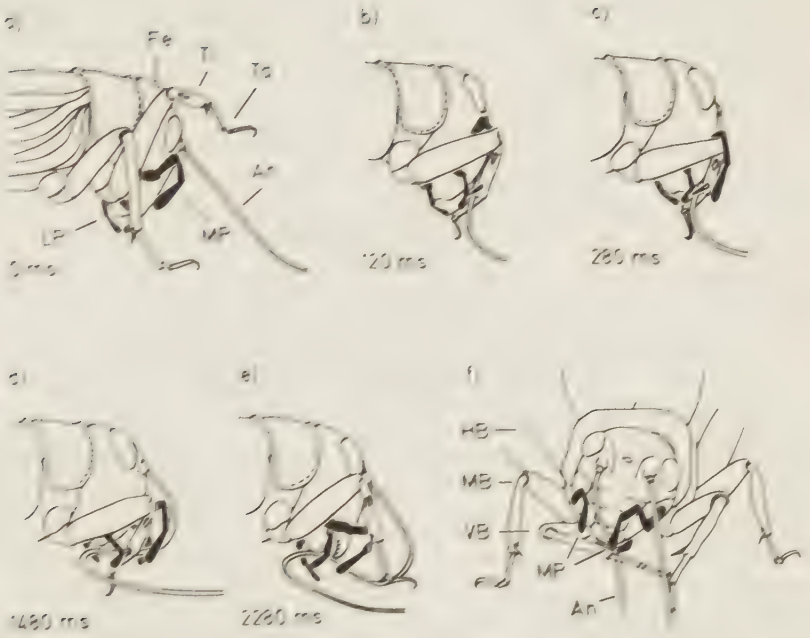


Abb. 5 Anfangsphase des Antennenputzens

(Skizzen nach Videoaufnahmen)

Die Antenne wird mit dem ipsilateralen Vorderbein in die Mundwerkzeuge eingeführt. Die Labialpalpen bilden um die Antenne eine absichernde Öse.

a - e) laterale Sicht

f) frontale Sicht

An Antenne
Fe Femur
HB Hinterbein
LP Labialpalpen
MB Mittelbein
MP Maxillarpalpen
Ta Tarsus
Ti Tibia
VB Vorderbein

msec, Rückwärtsziehen: 130 - 200 msec). Die Maxillen greifen gleichzeitig entweder mit gleicher oder mit unterschiedlicher, dann alternierender Amplitude vor. Beim Putzen einer Antenne vom proximal erreichbarsten Punkt bis zur distalen Spitze führen beide Maxillen etwa 50 - 100 solcher Bewegungszyklen aus. Die Antenne wird immer über diese gesamte Strecke geputzt. Bei äußeren Störungen kann die Bewegung kurz unterbrochen werden. Die angewinkelten Maxillarpalpen werden von den Maxillen passiv mitgeführt ("Häkelbewegung"). Sie könnten die Position des geputzten Abschnittes vor dem Kopf überwachen.

Aus der Bewegung der Maxillen wird noch nicht deutlich, ob die Antenne durch eigene Kraft oder passiv von proximal nach distal durch die Mundwerkzeuge befördert wird. Die Antennenbasisglieder können sich während des Putzens langsam aufrichten oder schon von Anfang an steil nach oben stehen. Durch die bei Beginn des Putzens erhöhte Spannung der Antenne glitt in einigen Fällen ihr proximaler Teil sehr rasch durch die Mundteile. Manchmal richtete sich in der ersten Putzphase die Antennenschlinge plötzlich auf. Kurz darauf senkte sie sich wieder und lockerte die Spannung. Möglicherweise dient dies einer nachträglichen Korrektur der Antennenposition. Demnach ist die Antenne zumindest bei Putzbeginn mit aktiver Bewegung beteiligt (vgl. Forficula, WEYRAUCH, 1930).

Andererseits kann es im Verlauf des Putzens vorkommen, daß sich der geputzte Abschnitt der Antenne vor dem Kopf in lockeren Windungen aufrollt. Außerdem wurde der Putzablauf nicht gestört, wenn man sie in der Schlaufe durchschnitt. Ein Übergang von Bürst- zu Freßbewegungen, wie es z.B. beim Putzen der distalen manchmal abgestorbenen Enden der Antenne auftreten kann, wurde in diesem Fall nicht festgestellt.

Beobachtungen von der Kopfunterseite zeigten, daß die Antenne während des Bürstens zwischen den Paraglossae liegt (Abb. 6). Diese durchlaufen einen zur Maxillenbewegung phasenverschobenen Bewegungszyklus: Wenn sich die Paraglossae öffnen,

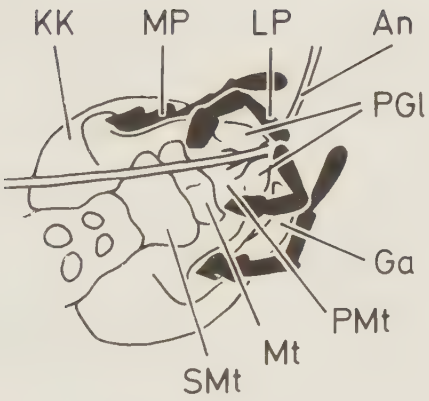


Abb. 6 Einsatz der Paraglossae während des Antennenputzens

(Skizze nach Videoaufnahmen; Ventralseite des Kopfes)

Die Paraglossae schieben die Antenne nach vorn, während sich die Galeae der Maxillen nach Abbürsten eines Antennenstückes öffnen.

An	Antenne	Mt	Mentum
Ga	Galea	PGl	Paraglossa
KK	Kopfkapsel	PMt	Praementum
LP	Labialpalpus	SMt	Submentum
MP	Maxillarpalpus		

senkt sich der vordere Teil des Labiums (Mentum und Prämentum) und gibt dabei die Antenne frei. Anschließend werden die Paraglossae geschlossen und das Labium wieder aufwärts bewegt, wobei die Antenne nach vorn zwischen die Mundteile geschoben wird. Die geteilten Abschnitte des Labiums, insbesondere die dicken Paraglossae (die Glossae waren in der Beobachtungsanordnung nicht zu sehen) sind demnach wesentlich an der Beförderung der Antenne während des Putzens beteiligt (vgl. Blatta, HOFFMANN, 1933; ROBERTS, 1972).

Dabei kann die Antenne den Labialpalpen zeitweise aufliegen. Diese verhindern während des gesamten Putzvorgangs als absichernde Öse, daß die Antenne beim Öffnen der Paraglossae den Maxillen entgleitet.

Die Struktur der Maxille zeigt Anpassungen des Putzorgans an das Putzobjekt Antenne (Abb. 7 a - d. Präparationsmethode siehe Kap. D, II). Auf den Galeaspitzen findet sich jeweils in einem dichten Feld langer, flacher Cuticulaplättchen (20 - 30 µm lang, 3 µm breit) eine etwa 100 µm breite, kammartige Struktur mit 60 µm langen Zinken (bei G. campestris mit 12 Zinken insgesamt etwas größer gegenüber G. bimaculatus mit nur 10 Zinken; vgl. auch: Maxille bei Ameisen JUNG, 1937; bei Schaben ROBERTS, 1972). Über eine mögliche Innervierung dieser Struktur ist nichts bekannt.

Bewegungsablauf und Struktur der Galeae weisen darauf hin, daß die Antenne beim langsamen Rückwärtsziehen mit geschlossenen Galeae gesäubert wird. Dabei wird sie von den leicht gekrümmten Galeaspitzen umfaßt, die von distal nach proximal an ihr entlang streifen, also in Richtung der Sensillenneigung zur Oberfläche. Die Antennencuticula wird mit den Galeaplättchen abgerieben; einzelne Sensillen, deren Durchmesser meist kleiner als der Zinkenabstand von 5 µm ist (vgl. Kap. D), werden dabei abgekämmt. Zusammen mit den Borstenreihen an der Vorderkante des Labrums (Abb. 7 e) könnte der volle Umfang der Antenne (Durchmesser von proximal ca. 200 µm nach distal ca. 35 µm) schon bei

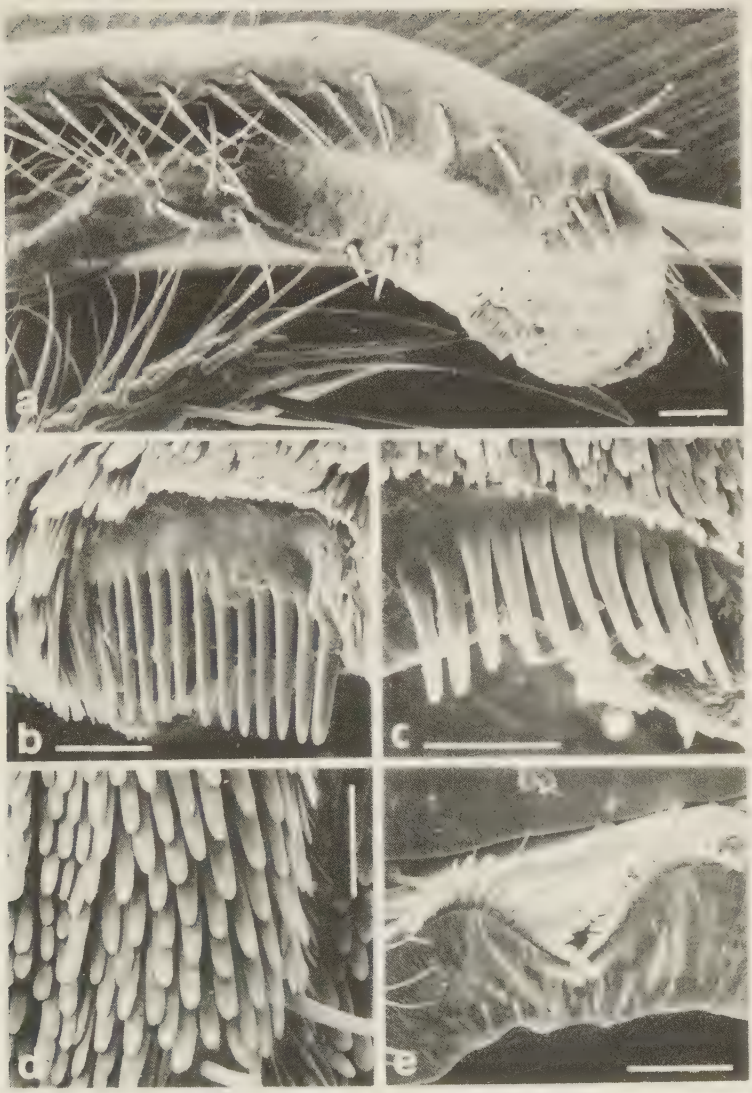


Abb. 7 Putzwerkzeuge

(REM-Aufnahmen)

a - d) distaler Bereich der Galea der Maxille

a) Übersicht (G. campestris)
b) Putzkamm (G. campestris)
c) Putzkamm (G. bimaculatus)
d) Cuticulaplättchen (G. campestris)

e) Borstenreihe an der Vorderkante des Clypeolabrums (G. bimaculatus)

Maßstab a, e) 100 µm, b, c) 30 µm, d) 10 µm.

einmaligem Abbürsten erfaßt werden.

1.2.2. Antennenputzen mit amputierten Labialpalpen

Von 4 Tieren wurde vor und nach Amputation der Labialpalpen die Bürstdauer und die Anzahl "Fehlversuche" protokolliert. Fehlversuche sind Putzansätze, in denen das Vorderbein die Antenne in die Mundwerkzeuge einführt, der Fühler aber sofort oder nach einem kurzen Putzabschnitt wieder verloren wird. Dieser Ablauf kann sich mehrmals wiederholen, bis das Tier erfolgreich ist oder den Putzversuch abbricht.

Fehlten die Labialpalpen, stieg die Anzahl der Putzabläufe mit vorherigen Fehlversuchen deutlich (Tab. 1). Auch die Anzahl der Fehlversuche selbst wurde größer: Mit Labialpalpen wurde die Antenne schon beim zweiten Mal richtig erfaßt, ohne Labialpalpen konnten bis zu 6 Fehlversuche vor einem gelungenen Putzablauf vorkommen. Wenn die Antenne erfaßt werden konnte und das Putzen normal weiterlief, war die Bürstdauer nicht verändert (Tab. 2). Demnach sind die Labialpalpen auch beim Einfädeln in der Anfangsphase wichtig.

Einige amputierte Tiere paßten schon bei den ersten Putzversuchen ihre Handlungsweise der veränderten Situation an (vgl. Blaberus, LAUDIEN, 1970). Das sonst nur zum Einfädeln benutzte Vorderbein blieb länger vor bzw. unter dem Kopf stehen und bildete dadurch für den besonders zu Beginn des Putzens unter stärkerer Spannung stehenden Antennenast ein Widerlager.

1.2.3. Beinputzen

Der Handlungsablauf beim Putzen eines Beines ähnelt dem des Antennenputzens, ist allerdings variabler bezüglich des Anfangspunktes. Außerdem können Putzstrecken wiederholt bearbeitet werden. Gelenke werden intensiver geputzt. Für alle Beine gilt

Tab. 1: Anzahl gelungener Putzversuche und Anteil Fehlversuche vor und nach Amputation der Labialpalpen

Tier Nr.	vorher			nachher		
	Anzahl Putzhandlungen (=100%)	davon mit vorherigen Fehlversuchen Anzahl	%	Anzahl Putzhandlungen (=100%)	davon mit vorherigen Fehlversuchen Anzahl	%
1	27	1	3,7	19	13	68,4
2	11	0	0	18	7	38,9
3	19	1	5,3	11	4	36,4
4	28	1	3,6	26	9	34,6

Tab. 2: Dauer des Antennenputzens vor und nach Amputation der Labialpalpen

Tier Nr.	Antennenlänge (mm)	Bürstdauer, vorher		Bürstdauer, nachher	
		Mittelwert ± Streuung (sec)	Geschwindigkeit (mm/sec)	Mittelwert ± Streuung (sec)	Geschwindigkeit (mm/sec)
1	l 35 r 38	14,2 ± 1,8 18,6 ± 3,3	2,5 2,0	13,8 ± 4,0 20,5 ± 8,6	2,5 1,9
2	l 31	17,1 ± 5,9	1,8	21,6 ± 6,6	1,4
3	r 32	24,2 ± 5,5	1,3	33,3 ± 12,7	1,0
4	l 34	21,2 ± 3,3	1,6	21,2 ± 4,3	1,6

folgende Sequenz: Der zu putzende Beinabschnitt wird so weit wie möglich den Mundgliedmaßen entgegengestreckt. Zum Tarsusreinigen werden die Vorderbeine angehoben und eingewinkelt, zum Femurreinigen gerade nach vorn gestreckt, Mittel- und Hinterbeine werden zwischen dem Vorderbeinpaar hindurchgestreckt (vgl. HUBER, 1955). Der Kopf dreht sich dem Bein entgegen. Die weit vorgestreckten Palpen tasten heftig in der Luft und versuchen Kontakt zum Bein aufzunehmen (Abb. 8 a - g; vgl. WEYRAUCH, 1930). Meist gelingt dies zuerst den längeren Maxillarpalpen. Sie bleiben mit dem Bein in Verbindung, bis es die ebenfalls vorgestreckten Maxillen erfaßt und die Labialpalpen umschlossen haben. Wie bei den Antennen bürsten die Galeae synchron den Beinabschnitt, wobei ihre Bewegungsamplitude der Dicke der Beinteile angepaßt wird.

Im Unterschied zur Antenne liegt der ungeputzte Abschnitt des Beines vor dem Kopf. Bei der Säuberung proximaler Regionen werden die Maxillen durch die Bewegung des Kopfes über das Bein geführt; beim Putzen des Tarsus wird dieser selbst aktiv durch die Maxillen gezogen.

1.2.4. Säuberung der Putzwerkzeuge

Innerhalb einer spontan auftretenden Putzsequenz mehrerer Körperteile ist vor und nach den einzelnen Abschnitten ein "Nachbürsten" zu beobachten, das auch als "Ins-Leere-Bürsten" bezeichnet worden ist (HUBER, 1955; DE RIDDER, 1974). Im Gegensatz zur oben beschriebenen synchronen Bürstbewegung werden dabei die geschlossenen Maxillen alternierend vor- und rückwärts gezogen. Dabei reiben die Galeaspitzen gegeneinander. Möglicherweise dient dies dazu, sie gegenseitig aufzulockern und abzukämmen. Zwischendurch werden die Labial- und Maxillarpalpen, meist nur ihre Endglieder, wieder durch synchrone Bürstbewegungen gesäubert (wie die Antennen von proximal nach distal). Der Wechsel von synchroner zu alternierender Bewegung erfolgt fließend jeweils nach ca. 3 bis 5 Zyklen. Der Rhythmus bleibt unverändert; die Maxillen werden aber abwechselnd

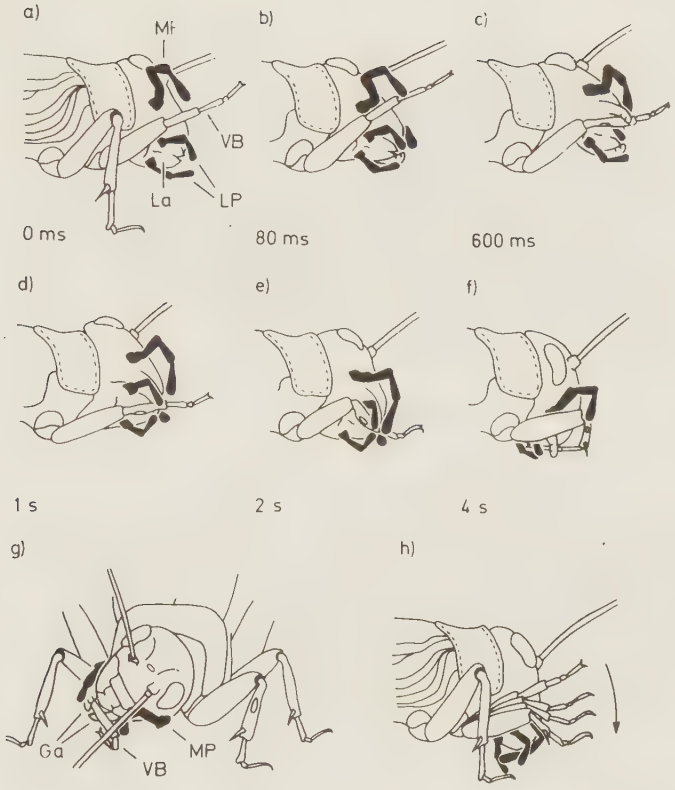


Abb. 8 Putzen verschiedener Körperteile

(Skizzen nach Videoaufnahmen)

a - f) Vorderbeinputzen, laterale Sicht

g) Vorderbeinputzen, frontale Sicht

Die Maxillarpalpen stellen als erste den Kontakt zum Vorderbein her und halten ihn aufrecht, bis die übrigen Mundwerkzeuge das Bein erfaßt und die Labialpalpen eine führende Öse gebildet haben.

h) Kopfwischen und Palpenputzen

Die Wischbewegung des Vorderbeines hält an, sobald die Maxillen von alternierendem gegenseitigem Reiben auf das synchron ausgeführte Putzen der Palpen übergehen.

Ga Galea
La Labrum
LP Labialpalpen
MP Maxillarpalpen
VB Vorderbein

beim alternierenden Reiben nicht oder nur wenig vorgeschoben.

Vor Beginn und zwischen einzelnen Putzhandlungen werden demnach die Maxillen als Putzwerkzeuge und beteiligte Sinnesorgane selbst gesäubert. Wird das Bein als Putzwerkzeug eingesetzt (z.B. Vorderbein beim Kopfwischen oder Hinterbein beim Abstreifen des Abdomens) wird es anschließend von den Maxillen gereinigt, die danach wiederum die Palpen und sich selbst im Wechsel abbürsten. Es gilt als allgemeines Prinzip, daß in einer Putzsequenz das zunächst als Putzwerkzeug dienende Organ anschliessend selbst zum Putzgegenstand wird (JANDER, 1966).

Kopfwischen (vgl. Augen säubern, HONEGGER et al., 1978) kann gleichzeitig mit "Nachbürsten" auftreten (Abb. 8 h). Allerdings hielt das Vorderbein in seiner Wischbewegung inne, sobald die Mundwerkzeuge von Maxillenreiben (alternierend) auf Palpenbürsten (synchron) übergingen. Die synchrone Maxillenbewegung scheint demnach andere Putzbewegungen zu unterdrücken (vgl. WEYRAUCH, 1930).

1.3. Das Problem chemischer Kommunikation bei der Balz und die mögliche Rolle der Palpen

Während der Balz sind die Palpen in zwei Phasen beteiligt:
(i) Bei Begegnung zweier Grillen ist zum Erkennen des Artgenossen als Geschlechtspartner oder Rivale Abtasten mit Antennen und/oder Palpen notwendig (vgl. Abb. 9 a).
(ii) Beim Aufsteigen auf das Männchen zur Einnahme der Kopulationsstellung betastet das Weibchen ausgiebig dessen Rücken. Dabei untersucht es mit den ventralen Spitzenbereichen der Maxillarpalpen vor allem das Abdomenende (Abb. 9b). Wenn es sich um ein artfremdes Männchen handelt, prüft es besonders ausdauernd und wendet sich danach meist ab (vgl. Abb. 9c).

Abb. 9 Einsatz der Palpen während der Balz

a) bei Begegnung zwischen einem G. bimaculatus-Weibchen (rechts) und einem G. bimaculatus-Männchen (links)

b) beim Aufsteigen eines G. bimaculatus-Weibchens (rechts) auf ein arteigenes G. bimaculatus-Männchen (links) zur Kopulation

c) beim Aufsteigen eines G. bimaculatus-Weibchens (rechts) auf ein artfremdes G. campestris-Männchen (links)

1.3.1. Begegnungsstudien

HÖRMANN-HECK (1957) vermutete, daß eine Paarung G. bimaculatus-Männchen (B-Männchen) und G. campestris-Weibchen (C-Weibchen) deswegen selten gelingt, weil beide Partner artspezifische, möglicherweise chemische Schlüsselreize vermissen. Daher wurde in Gegenüberstellungen geprüft, ob B-Männchen arteigene und artfremde Weibchen und arteigene Männchen unterscheiden können und ob ihr Verhalten Rückschlüsse auf die Art der benutzten Signale zuläßt. Die Reaktionen beim Aufeinandertreffen wurden nach folgenden Kriterien protokolliert:

- Ba Balzversuch des Männchens,
- I indifferente Haltung,
- K Kampf.

Soweit durch direkte Beobachtung möglich, sollte bei den Kampfhandlungen der Angreifer festgestellt werden:

- K_m Männchen als Angreifer,
- K_w, K_l Weibchen bzw. Larve als Angreifer.

Nicht in allen Fällen gelang diese Festlegung wegen der häufig sehr schnell erfolgenden Reaktion:

- K_u Angreifer unklar.

Als erstes wurden B-Männchen mit arteigenen B-Weibchen gegenübergestellt. Getestet wurden in insgesamt 20 Begegnungen 18 verschiedene B-Männchen mit 18 verschiedenen B-Weibchen (Tab. 3). 3 Weibchen waren die Palpen und einem die Antennen 3 Tage vorher amputiert worden. Beobachtet wurde 19 x Balz (Ba), kein einziges Mal indifferentes Verhalten (I) und 2 x Kampf, wobei einmal das Männchen selbst angriff (K_m), im anderen Fall das antennenlose Weibchen auf die Balz des Männchens mit Mandibelspreizen reagierte (Ba, K_w). Die B-Männchen beginnen also nahezu ausnahmslos mit der Balz, wenn ihnen ein arteigenes Weibchen gegenübersteht. Zu bemerken ist, daß es auch bei einem der palpenlosen Weibchen zu einer erfolgreichen Kopulation kam.

Um zu prüfen, ob die B-Männchen arteigene von artfremden Weibchen unterscheiden, wurden in einer weiteren Versuchsserie

Tab. 3 Gegenüberstellungen von B-Männchen mit B-Weibchen

♂♂	♀♀	Reaktionen
B1	B1	Ba
B2	B2	Ba
B3	B3	Ba
B4	B4	Ba
B5	B5	Ba
B6	B6	Ba
B7	B7	Ba
B8	B8	Ba
B9	B9	Ba
B10	B10	Ba
B11	B11	Ba
B12	B12	Ba
B13	B13	Ba
B14	B14	K_m
B5	B15 (o. Palp.)	Ba
B11	B16 (o. Palp.)	Ba
B15	B18 (o. Ant.)	Ba
B16	B18 (o. Ant.)	Ba
B17	B18 (o. Ant.)	Ba, K_w
B18	B17 (o. Palp.)	Ba

K	1
I	0
Ba	19

Ba Balz
I indifferentes Verhalten
K_m Kampf, B-Männchen als Angreifer
K_w Kampf, B-Weibchen als Angreifer, wird in der Gesamtsumme nicht mit aufgeführt

5 B-Männchen mit 5 C-Weibchen unterschiedlichen Alters in 25 Gegenüberstellungen getestet (Tab. 4). Die einzelnen, hintereinander beobachteten Konfrontationen wurden fortlaufend numeriert. Die Versuchsnummern sind in Tab. 4 b, die Ergebnisse in gleicher Anordnung in Tab. 4 a jeweils an der den beteiligten Tieren entsprechenden Position aufgeführt. Die Versuchsreihenfolge für ein Individuum ergibt sich aus den steigenden Versuchsnummern innerhalb einer Zeile bzw. Spalte.

Es trat 20 x Kampf (K) und 5 x gleichgültiges Verhalten (I) auf (Tab. 4 a). 8 x griffen die C-Weibchen (K_w) und 7 x die B-Männchen (K_m) eindeutig an. Von 25 Begegnungen sind also (nach Abzug von $K_u + K_w = 13$) nur 12 zur Beurteilung der B-Männchen-Reaktionen heranzuziehen (vgl. Tab. 9). Da sowohl die B-Männchen wie die C-Weibchen angreifen, müssen beide Gruppen in der Lage sein, die artfremden Partner zu erkennen. Die Reaktionen der B-Männchen erfolgten jedoch nicht immer so prompt und eindeutig wie die der C-Weibchen. Bei einigen Gegenüberstellungen, insbesondere nach dem anfänglichen Balzversuch, erfolgte der Angriff der B-Männchen erst nach genauerem Abtasten (Tab. 4 a, b; Nr. 2, B3 mit C2 und Nr. 12, 20 und 25, mit Weibchen C4). Unter den als indifferent gewerteten Gegenüberstellungen (I) sind Nr. 7 und 15 (Tab. 4 a, b; B2 mit C2 und B4 mit C4) nicht eindeutig. Nach dem ersten flüchtigen Kontakt flohen die C-Weibchen, während die B-Männchen "Schütteln" (HUBER, 1955) zeigten - eine milde Form der Abwehr (ALEXANDER, 1962).

Ein Einfluß der Versuchsreihenfolge auf das individuelle Verhalten ist nicht erkennbar (vgl. Tab. 4 a mit b). Dagegen scheint der "Charakter" der einzelnen C-Weibchen entscheidend, der sich in der für ein C-Weibchen einheitlichen Über- oder Unterlegenheit (w oder m) gegenüber den geprüften B-Männchen ausdrückt (Tab. 4 c). C1, C3 und C5 waren äußerst aggressiv. Sie wurden auch von den B-Männchen attackiert, waren ihnen aber überlegen. C2 und C4 reagierten ausweichend, flohen bei Angriffen der B-Männchen und waren ihnen in nahezu allen Fällen unterlegen.

Tab. 4 Gegenüberstellungen von B-Männchen mit C-Weibchen

a)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5		K_w	K_m	K_u		K	I	Ba
C1	K_u	K_m	K_w	K_w	K_u		2	1	2		5	0	0
C2	I	I	Ba K_m	I	K_m		0	2	0		2	3	1+
C3	K_w	K_u	K_w	K_m	K_u		2	1	2		5	0	0
C4	K_m	-	K_m	I	K_m I		0	3	0		3	2	0
C5	K_u	K_w	K_w	K_w	K_w		4	0	1		5	0	0
K_w	1	1	3	2	1		8						
K_m	1	1	2	2	1			7					
K_u	2	1	0	0	2				5				
K	4	3	5	4	4						20		
I	1	1	0	2	1							5	
Ba	0	0	1+	0	0								1+

b)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5
C1	1	13	6	18	10
C2	19	7	2	22	14
C3	23	3	16	8	24
C4	12	-	20	15	4
C5	9	17	11	5	21

c)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5
C1	u	u	u	w	u
C2	u	m	m	m	m
C3	w	w	w	w	w
C4	m	-	m	m	m m
C5	w	w	w	w	w

B1-B5 G. bimaculatus-Männchen, C1-C5 G. campestris-Weibchen
B4 mit C2 wurde 2 mal getestet (Weitere Einzelheiten: siehe Text)

a) Reaktionen beim Aufeinandertreffen

K_m, K_w Kampf, Männchen bzw. Weibchen als Angreifer
K_u Kampf, Angreifer unbekannt
I indifferentes Verhalten, Ba Balz des Männchens

b) Reihenfolge der Begegnungen

c) Überlegenheit nach Erkennen

m des Männchens, w des Weibchens, u unklar

+Da nach genauerem Abtasten ein Angriff des Männchens auf die Balz folgte, wird diese in der Gesamtsumme nicht berücksichtigt.

Wegen der starken Aggressivität der C-Weibchen geben nur wenige Begegnungen über die Reaktionen der B-Männchen Auskunft. Daher wurde diese Versuchsserie mit weiblichen C-Larven des letzten Stadiums wiederholt, von denen weniger häufig Angriffe erwartet wurden. Die entwicklungsbedingten Unterschiede zwischen adulten und larvalen Weibchen können für die hier gestellte Frage der Arterkennung durch die B-Männchen vernachlässigt werden. Bei den in Tab. 5 dargestellten Ergebnissen wurden jeweils 5 Gegenüberstellungen parallel beobachtet, die dementsprechend gleiche Nummern der Versuchsreihenfolge tragen (Tab. 5 b).

In 6 von 19 getesteten Fällen waren die Larven Angreifer (K_l) gegenüber 5 Angriffen von B-Männchen (K_m), deren Reaktionen in einigen Fällen wieder nicht eindeutig waren und als I gewertet wurden (Tab. 5 a, B1 mit L3, B5 mit L2). Es kam sogar ein Balzversuch vor (Tab. 5 a, B2 mit L5). Zur Auswertung der B-Männchen-Reaktionen können also nur K_m + I + Ba = 8 Begegnungen herangezogen werden (vgl. Tab. 9). Dieses Ergebnis entspricht also dem der Konfrontationen mit den adulten C-Weibchen.

Um zu prüfen, ob bei den B-Männchen eine Arterkennung oder ein spezifisches Erkennen des arteigenen Weibchens vorliegt, wurden jeweils 5 B-Männchen mit 4 anderen B-Männchen konfrontiert (Tab. 6). In 16 von 20 Begegnungen erfolgte Kampf. In 2 Fällen war ein Balzansatz zu sehen, in 2 weiteren indifferentes Verhalten. In der Begegnung B1 mit B5 wurde B1 durch den Gesang von B5 zum Angriff veranlaßt. Mit zunehmender Anzahl der Begegnungen nahm die Kampffreudigkeit ab. Zur Abwehr reichte schließlich Drohen mit gespreizten Mandibeln ohne Rivalengesang oder Rivalengesang allein.

Demnach scheinen die B-Männchen ihr zwar arteigenes, aber gleichgeschlechtliches Gegenüber nicht als Balzpartner anzuerkennen. Denkbar ist, daß nur adulte Weibchen der eigenen Art Balzverhalten auslösen und alle anderen Grillen durch aggressive Handlungen vertrieben werden. Hierzu sollten Gegenüberstellungen mit arteigenen männlichen B-Larven Auskunft geben.

Tab. 5 Gegenüberstellungen von B-Männchen mit Larven von C-Weibchen

a)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5		K_l	K_m	K_u		K	I	Ba
L1	K_u	K_m	K_m	K_l	-		1	2	1		4	O	O
L2	-	K_l	-	K_m	I		1	1	O		2	1	O
L3	I	-	K_u	K_l	K_u		1	O	2		3	1	O
L4	K_m	K_m	-	K_u	K_l		1	2	1		4	O	O
L5	K_l	Ba	K_l	-	K_u		2	O	1		3	O	1
K_l	1	1	1	2	1		6						
K_m	1	2	1	1	O			5					
K_u	1	O	1	1	2				5				
K	3	3	3	4	3						16		
I	1	O	O	O	1							2	
Ba	O	1	O	O	O								1

b)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5
L1	1	2	3	4	-
L2	-	1	-	3	4
L3	4	-	1	2	3
L4	3	4	-	1	2
L5	2	3	4	-	1

B1 - B5 G. bimaculatus-Männchen, L1 - L5 larvale G. campestris-Weibchen

a) Reaktionen beim Aufeinandertreffen

b) Reihenfolge der Begegnungen

(Begegnung Nr.2 von B3 mit L2 fehlt)

(Weitere Einzelheiten: siehe Text; Abkürzungen wie Tab. 4)

Tab. 6 Gegenüberstellungen von B-Männchen untereinander

a)

♂ ♂	B6	B7	B8	B9	B10		K,R	I	Ba
B1	KR	-	Ba	I	R		2	1	1
B2	KR	KR	-	K	R		4	0	0
B3	KR	KR	KR	-	R		4	0	0
B4	Ba	KR	KR	KR	-		3	0	1
B5	-	I	KR	K	KR		3	1	0
K,R	3	3	3	3	4		16		
I	0	1	0	1	0			2	
Ba	1	0	1	0	0				2

b)

♂ ♂	B6	B7	B8	B9	B10
B1	1	-	4	3	2
B2	2	1	-	4	3
B3	3	2	1	-	4
B4	4	3	2	1	-
B5	-	4	3	2	1

B1 - B10 G. bimaculatus-Männchen

a) Reaktionen beim Aufeinandertreffen

KR Kampf mit Rivalengesang, K Kampf ohne Rivalengesang, R Rivalengesang allein, Ba Balz, I indifferentes Verhalten

b) Reihenfolge der Begegungen

(Weitere Einzelheiten: siehe Text)

10 B-Männchen wurden mit insgesamt 5 männlichen B-Larven je 3 x konfrontiert (Tab. 7 a, b) bzw. 5 B-Männchen wurden mit 5 weiblichen B-Larven kombiniert (Tab. 8 a, b). Es zeigte sich, daß arteigene Larven unabhängig von ihrem Geschlecht Balzgesang auslösen können. In 18 von 30 Beobachtungen wurden männliche Larven, in 13 von 25 weibliche Larven angebalzt. Nur selten griffen die Larven an. Daher bleiben bei den männlichen Larven alle 30 Begegnungen, bei den weiblichen Larven noch 24 zur Beurteilung der B-Männchen-Reaktionen. Desinteresse oder Kampf sind meist einheitlich abweisende Haltungen einzelner B-Männchen (Tab. 7 a, B3 und B7; Tab. 8 a, B2 und B4).

Zusammenfassend ergibt sich aus den Beobachtungen, daß die B-Männchen erst bei zufälliger Begegnung auf das jeweilige Gegenüber aufmerksam werden. Dabei genügt das Berühren einer beliebigen Körperstelle mit Antennen oder Palpen, um dem Ankömmling Klarheit über sein Gegenüber zu verschaffen. Zur Auslösung aggressiver Akte gegenüber arteigenen Männchen oder artfremden Grillen muß kein gegenseitiger Antennenkontakt hergestellt werden, wie ihn RENCE & LOHER (1977) bei Teleogryllus als notwendig erachten. Für ein Erkennen nach Sichtkontakt oder über weiterreichende chemische Signale gibt es keine Hinweise.

In Tab. 9 sind die Reaktionen der B-Männchen gegenüber den verschiedenen getesteten Gruppen zusammengefaßt. Dort sind nur die Begegnungen berücksichtigt, bei denen die Entscheidung der B-Männchen sichtbar werden konnte. Am stärksten ist die balzauslösende Wirkung der arteigenen Weibchen; arteigene männliche und weibliche Larven werden zwar in einigen Fällen angebalzt, aber auch angegriffen; die arteigenen Männchen und die artfremden larvalen und adulten C-Weibchen reizen dagegen weit häufiger zum Angriff (Tab. 9).

1.3.2. Wahlversuche

Um festzustellen, ob zum Erkennen der arteigenen Weibchen direkter Kontakt notwendig ist, wurden in einer Plexiglaswanne ein

Tab. 7 Gegenüberstellungen von B-Männchen mit Larven von B-Männchen

a)

♂ / ♂	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	K	I	Ba
L1	Ba	Ba	I	-	-	-	-	Ba	KBa[1]	I	0	2	4
L2	-	Ba	K	Ba	-	Ba	-	-	Ba[1]K	I	1	1	4
L3	-	-	K	Ba	Ba	Ba	I	-	-	I	1	2	3
L4	I	-	-	K	Ba	Ba	I	Ba	-	-	1	2	3
L5	KBa[1]	Ba	-	-	I	-	I	Ba	Ba	-	0	2	4
K	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3		
I	1	0	1	0	1	0	3	0	0	3		9	
Ba	2	3	0	2	2	3	0	3	3	0			18

b)

♂ / ♂	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10
L1	1	2	3	-	-	-	-	4	5	6
L2	-	1	2	3	-	6	-	-	4	5
L3	-	-	1	2	3	5	6	-	-	4
L4	3	-	-	1	2	4	5	6	-	-
L5	2	3	-	-	1	-	4	5	6	-

B1 - B10 adulte G. bimaculatus-Männchen
L1 - L5 larvale G. bimaculatus-Männchen des letzten Stadiums

a) Reaktionen beim Aufeinandertreffen

b) Reihenfolge der Begegnungen

[1] Kampf mit Larve als Angreifer, wird bei der Zeilen- bzw. Spaltensumme nicht berücksichtigt.

(Weitere Einzelheiten: siehe Text)

Tab. 8 Gegenüberstellungen von B-Männchen mit Larven von B-Weibchen

a)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5		K	I	Ba
L1	Ba	I	Ba	K	Ba		1	1	3
L2	Ba	K[1]	Ba	K	Ba		1	O	3
L3	Ba	I	K	K	Ba		2	1	2
L4	Ba	I	Ba	I	Ba		O	2	3
L5	Ba	I	Ba	K	K		2	1	2
K	O	O	1	4	1		6		
I	O	4	O	1	O			5	
Ba	5	O	4	O	4				13

b)

♀ \ ♂	B1	B2	B3	B4	B5
L1	1	2	3	4	5
L2	5	1	2	3	4
L3	4	5	1	2	3
L4	3	4	5	1	2
L5	2	3	4	5	1

B1 - B5 G. bimaculatus-Männchen,
L1 - L5 larvale G. biamculatus-Weibchen des letzten Stadiums

a) Reaktionen beim Aufeinandertreffen

b) Reihenfolge der Begegnungen

[1]Kampf mit Larve als Angreifer, wird in der Zeilen- bzw. Spaltensumme nicht berücksichtigt.

(Weitere Einzelheiten: siehe Text)

Tab. 9 Zusammenfassung der Reaktionen der B-Männchen bei den Begegnungsstudien

Partner der B ♂♂	Anzahl Begegnungen	Reaktionen (% in Klammern) Balz	indifferent	Kampf
B ♀♀	19	18 (95)	0 (0)	1 (5)
BL ♂♂	30	18 (60)	9 (20)	3 (10)
BL ♀♀	24	13 (10)	5 (19)	6 (25)
B ♂♂	20	2 (10)	2 (10)	16 (80)
CL ♀♀	8	1 (13)	2 (24)	5 (63)
C ♀♀	12	0 (0)	5 (42)	7 (58)

(% bezieht sich auf die Anzahl Begegnungen)
Es werden nur die Begegnungen aufgeführt, bei denen die Reaktionen der B-Männchen erkennbar werden konnten.

B-Weibchen und ein C-Weibchen je unter ein Messinggazekörbchen gesetzt. Nach Hinzusetzen des B-Männchens wurde dessen Weg aufgezeichnet. Die B-Männchen liefen in der Wanne hauptsächlich am Rand entlang. Wenn sie auf eines der beiden Körbchen trafen, umkreisten oder bestiegen sie es. Je nach Artzugehörigkeit des darunter sitzenden Weibchens betasteten sie es unterschiedlich lang mit Antennen und Palpen. Es wurde kein Versuch beobachtet, Antennen oder Palpen durch das Gitter zu stecken. Die B-Männchen Nr. II und IV sangen vor dem B-Weibchen vermischt Lock- und Werbegesang.

Abb. 10 zeigt an 3 Beispielen die schematisch rekonstruierten Wege von mindestens 600 sec Dauer (Zeitmarken nicht linear). In Abb. 11 sind für 9 B-Männchen die Aufenthaltsdauern (die anfänglichen 500 sec der in Abb. 10 dargestellten Wege) in den 9 B-Feldern, die um das Körbchen des B-Weibchens liegen, gegenüber den 9 C-Feldern um das Körbchen des C-Weibchens eingetragen. Sie werden mit der Aufenthaltsdauer auf der restlichen Fläche verglichen. In 8 von 9 Fällen ist die Bevorzugung des arteigenen Weibchens bzw. dessen Areals deutlich erkennbar. Die Gesamtzeit, die die Männchen in der Nähe der Käfige verbrachten, ist allerdings sehr unterschiedlich und hängt von der Laufaktivität der einzelnen Tiere ab.

2. Koordination der Sondierungsbewegung der Maxillarpalpen

Die Palpen sind bei aktiven Grillen nahezu ständig in Bewegung. Nur in Ruhestellung sind sie angewinkelt an den Kopf gelegt oder vor dem Kopf locker auf den Boden aufgestützt. Man kann dann eine mit dem Ausatmen korrelierte, langsame Einwärtsbewegung des distalen Gliedes beobachten, die jedoch passiv, möglicherweise über Veränderungen des Hämolymphdruckes, hervorgerufen wird. Sobald die Grille aktiv wird, beginnen, noch bevor sie losläuft, die Palpen mit der für sie typischen, schnellen Vibrierbewegung den Boden abzutasten (vgl. HUBER, 1960). Diese Bewegungsweise der Maxillarpalpen wurde im geraden Vorwärtslauf ohne zusätzlich gebotene Reize genauer untersucht.

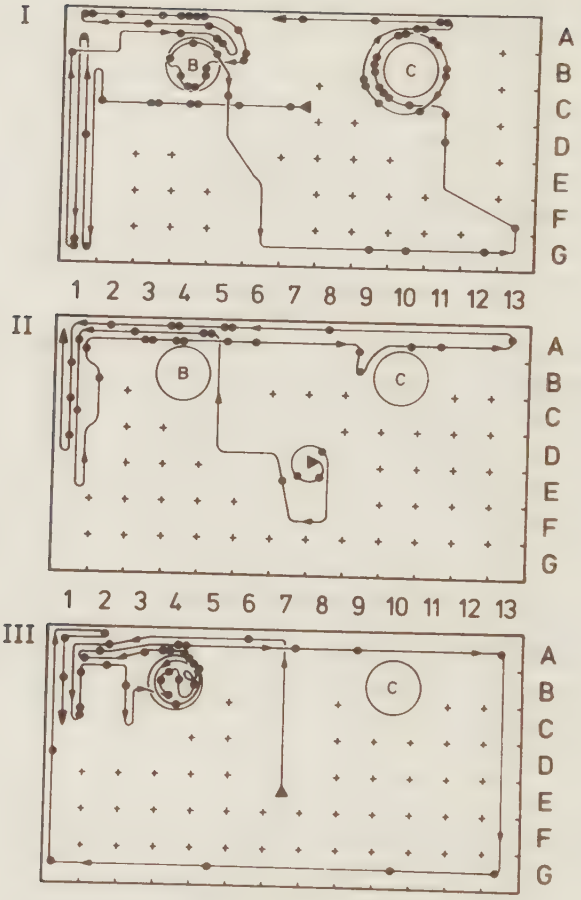


Abb. 10 Laufwege der G. bimaculatus-Männchen Nr. I, II und III im Wahlversuch

B : Gazekörbchen mit G. bimaculatus-Weibchen

C : Gazekörbchen mit G. campestris-Weibchen

Dauer der Läufe: mind. 600 sec

● 5-sec-Zeitmarke
●● Aufenthaltsdauer 10 bis 25 sec
●●● Aufenthaltsdauer 30 bis 50 sec
●●●● Aufenthaltsdauer länger als 50 sec

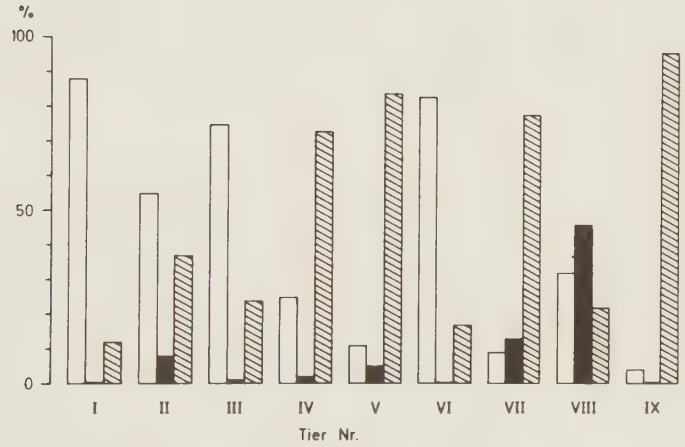


Abb. 11 Aufenthaltshäufigkeiten von neun G. bimaculatus-Männchen im Wahlversuch zwischen einem arteigenen und einem artfremden (G. campestris-) Weibchen

Ausgewertet wurden nur die ersten 100 der 5 sec-Zeitmarken (vgl. Abb. 10), daher Angaben in %

schraffierte Säulen	Aufenthalt in den 9 B-Feldern
schwarze Säulen	Aufenthalt in den 9 C-Feldern
weiße Säulen	Aufenthalt in den restlichen Feldern

2.1. Parameterdefinitionen

Bei der Einzelbildauswertung der gefilmten Laufsequenzen mit Hilfe des Rechners gelten die in Abb. 12 a, b angegebenen Koordinatensysteme. Zur Überführung der einzelnen Bilder in ein gemeinsames, auf die feste Umgebung des Tieres bezogenes System diente das ortsfeste Koordinatensystem KS' (x', y') bzw. KS" (x", y"). Ein weiteres tier- und bewegungsabhängiges System wurde in die Kopfachse gelegt: KS (x, y).

Neben den Bezugspunkten, die die ortsfesten Koordinatensysteme definieren, wurden Meßpunkte für Kopf, Antenne, Vorderbeintibia und Palpen erfaßt (Abb. 12 c). Daraus wurden die Winkel der einzelnen Gliedmaßen in der Weise bestimmt, daß die Richtung der negativen y-Achse des jeweiligen Bezugssystems 0° beträgt, Winkel in Richtung der positiven x-Achse haben positives, Winkel in Richtung der negativen x-Achse negatives Vorzeichen (vgl. Abb. 12 b, c).

Für die Bezeichnung gelten folgende Regeln: Winkel werden durch große Buchstaben gekennzeichnet; Endpunkte erhalten dahinter einen Punkt und zusätzlich die Koordinatenbezeichnung x oder y; die betrachtete Tierseite wird nach einem Komma mit r (= rechts) oder l (= links) angegeben. Das entsprechende Bezugssystem wird durch Hochstriche angezeigt.

z.B. K' : Kopfachsenwinkel im ortsfesten Koordinatensystem KS' (x', y')

P.5,y,r : x-Koordinate des Endpunktes des rechten V. Maxillarpalpengliedes im kopfbezogenen Koordinatensystem KS (x, y).

Der Differenzwinkel P5-4,r wurde durch Substraktion der Winkel P5,r - P4,r berechnet und beschreibt die Eigenbewegung des V. Palpusgliedes, wobei 0° die Richtung des IV. Gliedes angibt (Vorzeichen der Winkel wie vorher). Bei voller Streckung des letzten Gliedes treten Werte größer 0° auf, da das V. Glied leicht gebogen ist und außerdem die Lage des Meßpunktes P.5,r auf der runden Palpenspitze etwas verschoben sein kann.

Unter Palpen sind im folgenden Kapitel immer die Maxillarpalpen zu verstehen gegenüber den ausdrücklich bezeichneten Labialpalpen. Wenn nicht anders angegeben, handelt es sich um normale d.h. intakte Tiere (i). Die Sonderfälle mit abgeschnittenen Palpenspitzen und mit festgelegten Antennen werden mit (ii) bzw. (iii) gekennzeichnet.

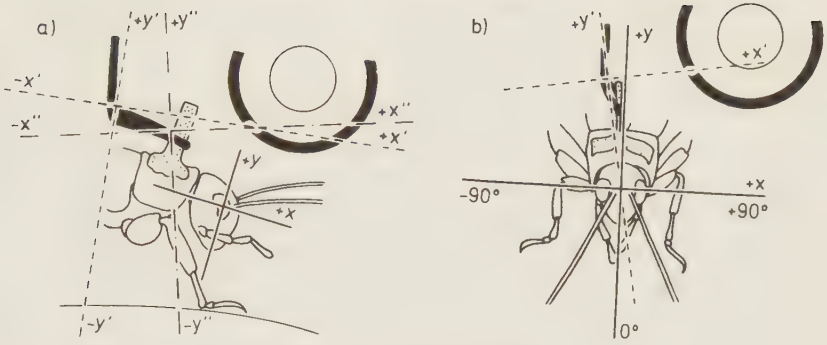


Abb. 12 Definitionen zur Laufanalyse

a) Koordinatensystem aus lateraler Sicht und

b) aus frontaler Sicht

(Leuchtdiode, rechts oben, jeweils der Kamera zugewandt)

KS" (x",y") ortsfestes System; Ursprung im Schnittpunkt von Schlaufe (scharzer Winkel) und Tierhalter (gepunktet) Die positive Abszisse bildet die Verbindung zu einem Lichtreflexpunkt auf der Leuchtdiodenhülse (schwarz).

KS' (x',y') ortsfestes System; Ursprung im Schlaufenknickpunkt (positive Abszisse wie bei KS")

KS (x ,y) kopfbezogenes System; Ursprung im Augenmittelpunkt (a) bzw. im mittleren Ocellus (b) Die negative Ordinate bildet die Verbindung zur Unterkante des Labrums.

c) Meßpunkte

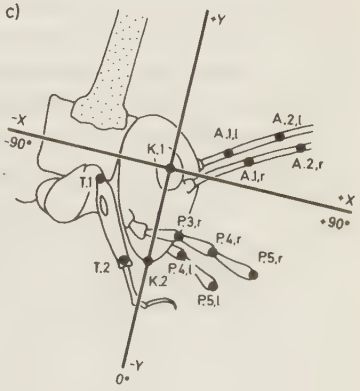
K.1; K.2 Augenmittelpunkt bzw. Unterkante des Labrums

T.1; T.2 proximale bzw. distale Tibiakante des rechten Vorderbeins

A.1,1; A.2,1; A.1,r; A.2,r beliebiger proximaler bzw. distaler Punkt auf der linken bzw. rechten Antenne

P.3,r; P.4,r; P.5,r distaler Endpunkt des III., IV. bzw. V. Gliedes des rechten Maxillarpalpus

P.4,1; P.5,1 distaler Endpunkt des IV. bzw. V. Gliedes des linken Maxillarpalpus



2.2. Rhythmische Beziehungen des Maxillarpalpus zur Bewegung von Vorderbeintibia und Antenne

Zunächst wird die zeitliche Beziehung der rhythmischen Tastbewegungen von Antenne und Palpus einer Seite zur Laufbewegung betrachtet (Abb. 13). Der Kopfachsenwinkel ändert sich in einem Bereich von maximal 20°, zeigt aber keine deutlichen periodischen Schwankungen. Die Beinbewegung ist durch eine rhythmische, asymmetrische Winkeländerung charakterisiert. Auf ein rasches Vorschwingen der Tibia (Schwungphase 20 - 40 msec) folgt die längere Stemmphase (50 - 180 msec). Dieser sind zusätzlich kleinere Schwankungen überlagert, die aus den Gewichtsverlagerungen des Körpers während des Vorsetzens der anderen 5 Beine resultieren können. Für die Tibia beträgt die durchschnittliche Periodendauer der Winkeländerungen aus seitlicher Sicht τ_T = 150 msec, für den periodischen Auf-Abschlag der Antenne τ_A = 100 msec und für den des distalen Palpengliedes τ_p = 50 msec. Tier (iii) hat Periodenlängen vergleichbarer Größenordnung: τ_T = 155 msec, τ_p = 55 msec. Auch bei einem zeitweise stehenden Tier beträgt τ_p = 67 msec und τ_A = 107 msec. Die Sondierungsbewegungen von Palpen und Antennen scheinen demnach in einer von der Laufbewegung unabhängigen, annähernd konstanten Geschwindigkeit ausgeführt zu werden.

Vergleicht man den zeitlichen Verlauf der genannten Rhythmen, lassen sich keine strengen Korrelationen feststellen (Abb. 13 b). Wegen der Schwankungen der Einzelbewegungen kommen verschiedene Phasenbeziehungen vor. Allenfalls an einigen Stellen treten Schwungphase der Tibia, Aufwärtsschwenken der Antenne und Heben des Palpengliedes in fester Phase auf, die aber auch invertiert sein kann. Ob dies charakteristisch für das System ist, ist mit dem vorliegenden Material nicht abzusichern.

2.3. Analyse der Antennenbewegung

Die Antenne schwingt im Gegensatz zur Tibia nahezu harmonisch (Abb. 13, 14). Dabei pendelt die rechte Antenne A,r in einem

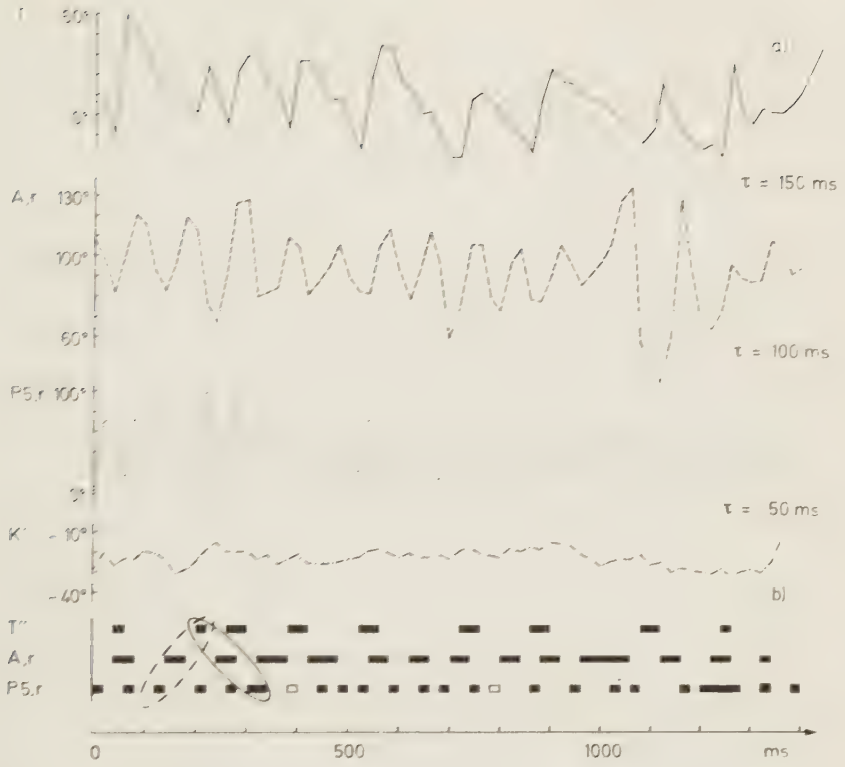


Abb. 13 Vergleich der Bewegungsrhythmen von Vorderbeintibia, Antenne und Palpus der rechten Körperhälfte beim intakten Tier

(laterale Sicht)

a) Verlauf der Winkel von Vorderbeintibia (T"), Antenne (A,r), V. Glied des Maxillarpalpus (P5,r) und Kopfachse (K')

(τ = Periodendauer; Meßpunkte in Intervallen von 20 msec, Unterbrechungen der Kurve = fehlende Meßwerte)

b) Balkenband zum Phasenvergleich für Tibia, Antenne und Palpus

schwarze Balken	Aufwärtsbewegung (= zunehmende Winkelwerte)
offene Balken	fehlende Meßwerte, sinngemäß ergänzt
Ovale	Beispiele möglicher Phasenbeziehungen

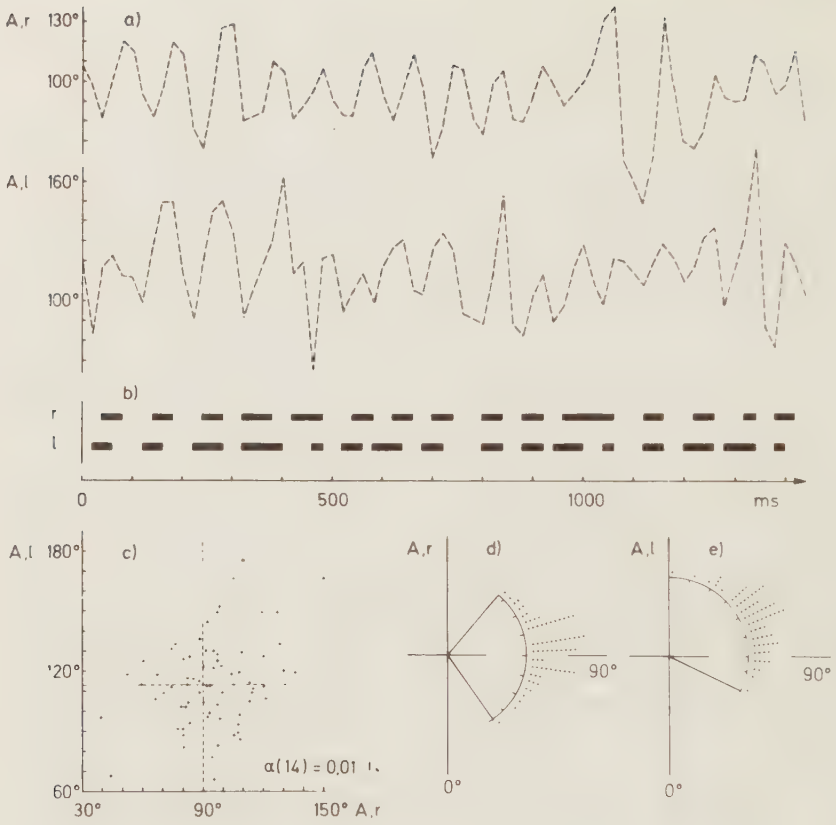


Abb. 14 Bewegungen von linker und rechter Antenne

(laterale Sicht)

a) Sequenz der Winkel (A,r) und (A,l)

b) Balkenband zum Phasenvergleich

c) Korrelogramm zum "Assoziationstest" (OLMSTEAD & TUKEY)
α = Irrtumswahrscheinlichkeit bei Annahme einer Korrelation
(! = Korrelation gesichert)

d) Häufigkeiten der Winkel der rechten Antenne (A,r)
(1 Punkt entspricht einem Meßwert)

e) Häufigkeiten der Winkel der linken Antenne (A,l); wie d)

(Erstellungesbedingungen bei a, b) wie Abb. 13)

Bereich von 90 ± 50° zur Kopfachse, d.h. um eine waagrecht nach vorn gerichtete Schwingungsachse. Die linke Antenne A,l schwingt um etwa 120 ± 60°, wird in diesem Fall also höher gehalten. In einem weiteren Beispiel beträgt A,l: 70 ± 70° und A,r: 75 ± 60°. Die Schwingungslage beider Antennen kann, muß aber demnach nicht gleich sein. In der Häufigkeitsverteilung der Winkel betonen die starken Schwankungen der Schwingungsamplitude und der Schwingungslage die Winkel des mittleren Wertebereichs (Abb. 14 d, e). In den ersten Zyklen von rechter und linker Antenne läßt sich eine gemeinsame, leicht versetzte Auf-Ab-Bewegung feststellen, die im mittleren Teil (500 msec) in Gegenphase übergeht und am Ende (1050 msec) synchron wird. Zumindest zeitweise könnte eine Beeinflussung oder eine übergeordnete Kopplung ihrer Rhythmen bestehen. Der Assoziationstest nach OLMSTEAD & TUKEY ergibt für die Antennenwinkel bei Annahme einer Korrelation zwischen den Bewegungen eine Irrtumswahrscheinlichkeit von α = 0,01, d.h. 99%-ige Sicherheit (Abb. 14 c). Die Korrelation ist, wie aus der Richtung der Punktwolke ersichtlich, positiv. Im ausgewerteten Beispiel überwiegen also die synchronen Bewegungsanteile, d.h. die Antennen schlagen gleichzeitig auf und ab (Abb. 14 c). Dennoch ist ihr Bewegungsmuster nicht einheitlich. Phasen negativer Korrelation und Übergänge zeigen sich in der Breite der Punktwolke.

2.4. Analyse der Maxillarpalpenbewegung

2.4.1. Winkelstellungen des Maxillarpalpus einer Seite

Den Einsatz der beiden distalen Segmente eines Palpus verdeutlicht Abb. 15, 16. Die Bewegungsamplitude von Glied V und sein entsprechend überstrichener Winkelbereich von 140° ist fast doppelt so groß wie bei Glied IV mit 85° (Abb. 15 a, 16 a, b). Daraus folgt, daß Glied V neben der durch Glied IV aufgezwungenen Winkelstellung zusätzliche Bewegungen ausführt.

In der Häufigkeitsverteilung beider Winkel werden, wie bei der

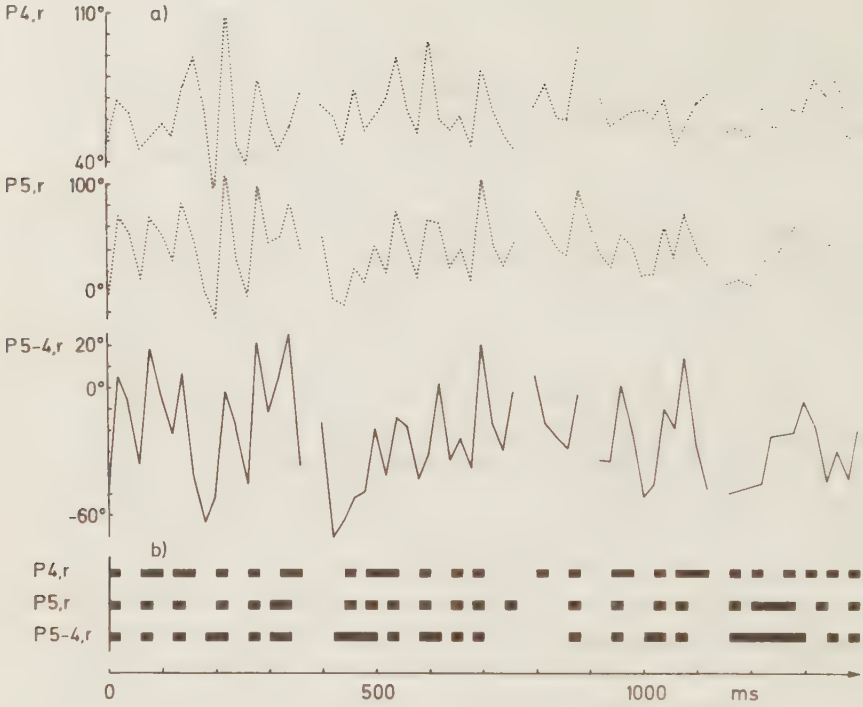


Abb. 15 Vergleich der Winkel des IV. und V. Maxillarpalpengliedes

(laterale Sicht)

a) Winkelsequenz für P5,r und P4,r und des Differenzwinkels P5-4,r (Definition siehe Text)

b) Balkenband zum Phasenvergleich

(Erstellungsbedingungen wie Abb. 13)

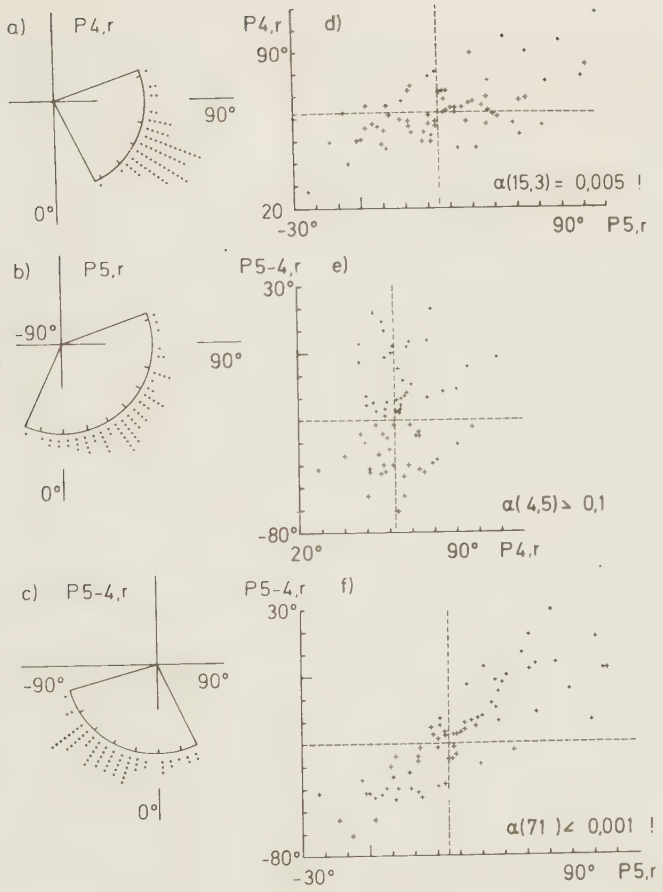


Abb. 16 Vergleich der Winkel des IV. und V. Maxillarpalpengliedes

(laterale Sicht)

a - c) Häufigkeiten der Winkel von Glied IV (P4,r) (a)
von Glied V (P5,r) (b)
des Differenzwinkels (P5-4,r) (c)

d - f) Korrelogramme zum "Assoziationstest"

(Erstellungsbedingungen wie Abb. 14)

Antenne, die mittleren Werte herausgehoben, da große Schwingungsamplituden seltener auftreten und sich die Schwingungslage ändern kann (Abb. 16 a, b).

Die Bewegung der beiden distalen Palpenglieder ist weitgehend synchron. Entsprechend erweist der Assoziationstest die Korrelation der Winkel als hoch signifikant ($\alpha = 0{,}005$; Abb. 16 d). Ein solches Ergebnis wäre auch zu erwarten, wenn Glied V passiv über Glied IV mitbewegt würde. Andererseits zeigt die zur 45°-Achse flachere Ausdehnung der Punktwolke die zusätzliche Bewegung von Glied V. Die positive Richtung der Punktwolke deutet darauf hin, daß diese jeweils in die gleiche Richtung wie die von Glied IV ausgeführt wird und schließt damit eine Kompensationsbewegung aus. Ob die Beträge der Winkel von Glied IV und V sich proportional ändern, ist hieraus nicht ersichtlich.

Der Differenzwinkel P5-4,r beschreibt die Eigenbewegung von Glied V direkt. Sein Winkelbereich mit ca. 100° ist nur wenig größer als der von Glied IV (Abb. 16 a, c). P5-4,r scheint zeitweise synchron zu P4,r, eilt aber in einigen Fällen voraus (Abb. 15 b). Eine direkte Koordination zwischen dem Differenzwinkel und der Winkelstellung des IV. Gliedes läßt sich nicht sichern ($\alpha > 0{,}1$; Abb. 16 e). Folglich ist der Anteil selbstständiger Bewegung von Glied V an der Gesamtbewegung (vgl. P5,r) hoch. Prüft man P5-4,r gegen P5,r stellt sich erwartungsgemäß hohe Sicherheit für die Korrelation beider Winkel ein ($\alpha < 0{,}001$; Abb. 16 f), da P5,r sich aus P4,r + P5-4,r zusammensetzt und die Bewegungen von Glied IV im Vergleich zur Eigenbewegung von Glied V relativ kleine Amplituden haben (Abb. 15).

Nach diesen Ergebnissen läßt sich vermuten, daß die Muskeln beider Glieder getrennt und weitgehend unabhängig angesteuert werden. Das bedeutet für das Tier, daß der Bewegungsspielraum der Palpenspitzen sehr groß ist und z.B. gut an Bodenunebenheiten angepaßt werden kann.

2.4.2. Bewegungsbahn des Maxillarpalpus einer Seite

Deutlicher als die Winkel relativ zur Kopfachse zeigen die zeitlichen Änderungen der Endpunktskoordinaten die unterschiedlichen Variationsbreiten der Bewegungen des IV. und V. Gliedes (Abb. 17 a, b). X und y von P.4,r schwanken in einem Bereich von 2 mm; x und y von P.5,r in einem Bereich von 5 mm. Die Sequenz der Koordinaten zeigt, daß für den Spitzenpunkt P.5,r x meist zusammen mit y zunimmt. Beim Vorstrecken wird die Palpenspitze hochgehoben, wogegen ein Absenken sie in die Nähe des Kopfes bringt. Eine ähnliche feste Beziehung ist für Glied IV nicht eingehalten.

Die Beschreibung der Bewegungsbahn der Palpenspitze aus frontaler Sicht zeigt Abb. 18 (jetzt Richtung der Y-Achse: kopfbezogene Vertikale, Änderung der x-Werte laterale Verschiebung !). Der zeitliche Verlauf der y-Koordinate der rechten Palpenspitze weist schnellere Schwankungen kleinerer Amplituden (durchschnittlich 2 mm) auf. In der Bewegungsrichtung der x-Achse ist außerdem eine zweite, langsamere Einwärts-Auswärtsbewegung mit einem Rhythmus von ca. 200 - 340 msec und einer Amplitude bis zu 5 mm überlagert. Das Tier pendelt also während der höher frequenten Palpierbewegung mit dem Palpus langsam hin und her. Negative Werte von x,r zeigen, daß er dabei die Medianebene des Kopfes überschreiten kann.

Die Beziehung der Koordinaten des Endpunktes von Glied IV und V (P.4,r und P.5,r) aus seitlicher und frontaler Sicht ist ablesbar, wenn man sie gemäß ihrer Kopflage direkt in ein Koordinatensystem einträgt (Abb. 19 a, b). Der Endpunkt von Glied V besitzt in beiden Darstellungen den größeren Aufenthaltsbereich gegenüber der kreisförmigen Punktwolke des Endpunktes von Glied IV. Aus beiden Betrachtungsrichtungen ist für P.5,r ein mittlerer Aufenthaltsbereich kennzeichnend, dessen Variationsbreiten in anteriorer, lateraler und ventraler Richtung jeweils etwa 5 mm betragen.

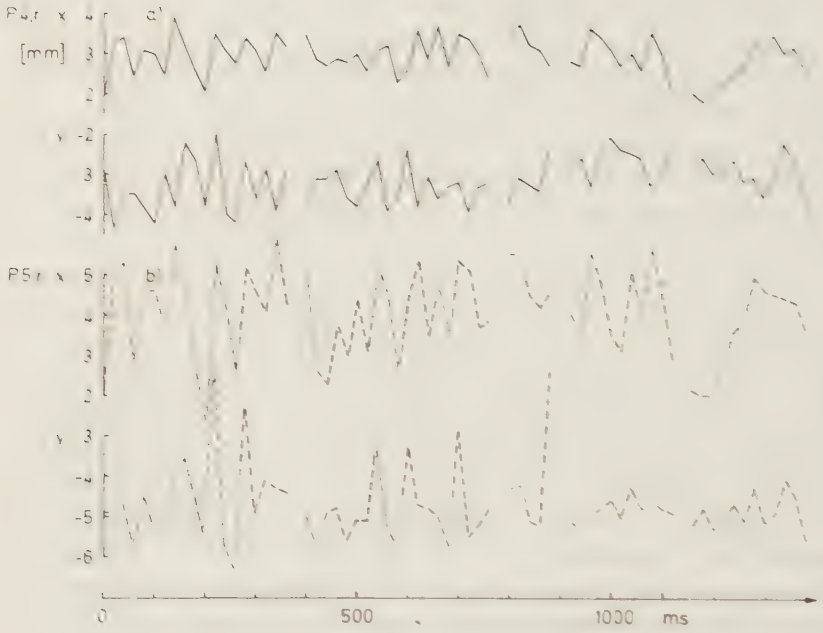


Abb. 17 Bewegungen der Maxillarpalpenglieder IV und V

(laterale Sicht)

Sequenz der x-, y-Koordinaten des distalen Endpunktes von

a) Glied IV (P.4,r)

b) Glied V (P.5,r)

(Erstellungsbedingungen wie Abb. 13)

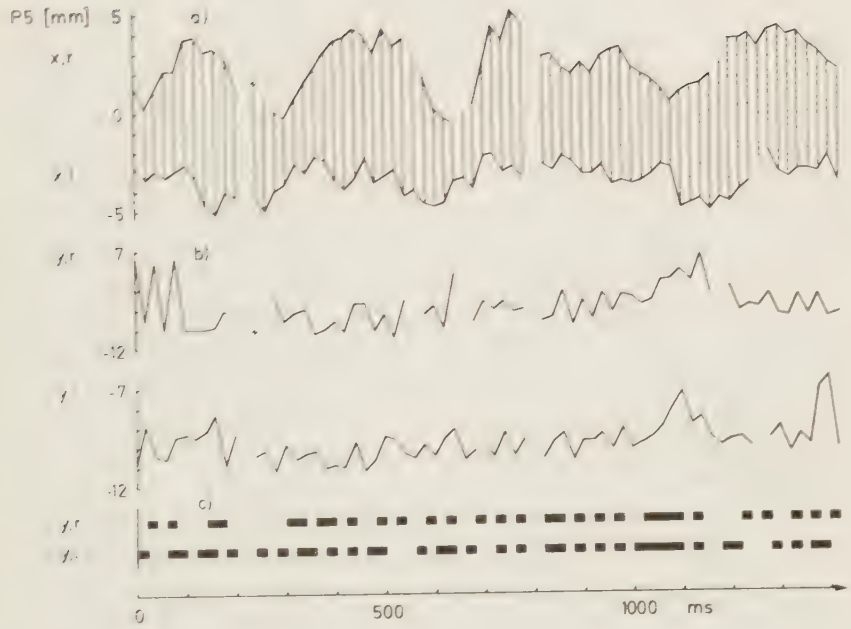


Abb. 18 Vergleich der Bewegungen des linken und rechten Maxillarpalpus

(frontale Sicht; Tierseite vom Betrachter aus)

a) Sequenz der x-Koordinaten der Endpunkte

b) Sequenz der y-Koordinaten der Endpunkte

c) Balkenband zum Phasenvergleich der Ordinaten vom linken und rechten Endpunkt

(Erstellungsbedingungen wie Abb. 13; + einzelne Werte ohne bekannte Nachbarwerte; bei einseitig fehlenden Meßwerten wurde die gestrichelte Verbindungslinie in a) bis zu einem sinngemäß ergänzten Wert eingezeichnet.)

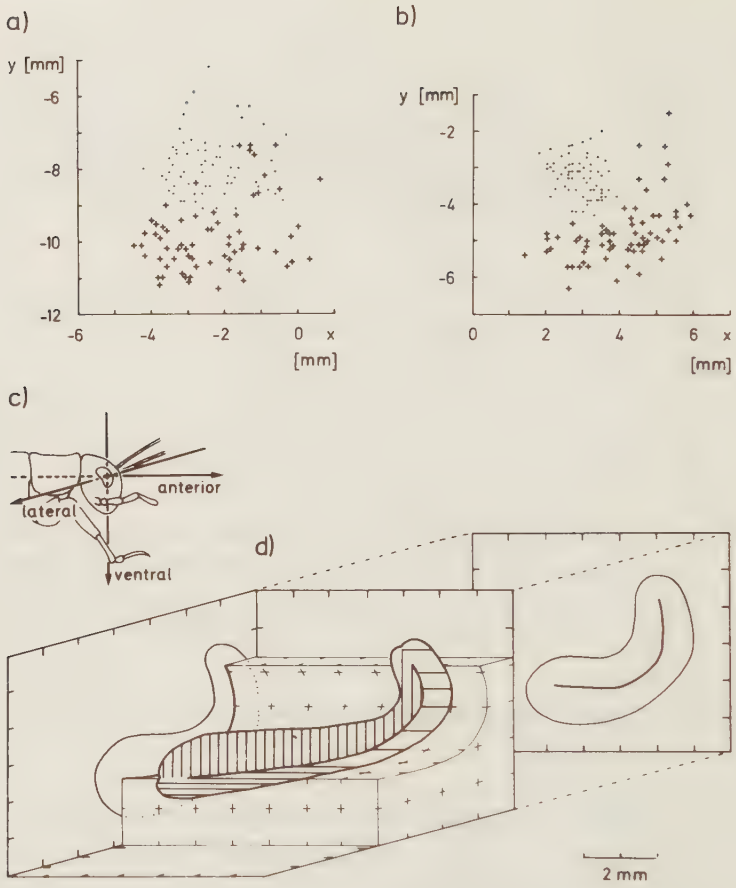


Abb. 19 Bewegungsraum des Maxillarpalpus

a, b) Aufenthaltsbereich der Endpunkte der Palpenglieder IV (•) bzw. V (+)
aus frontaler Sicht (a) bzw. lateraler Sicht (b)

c) Schema zur Lage der Raumachsen relativ zum Tier

d) dreidimensionales Schema des Bewegungsraumes des Palpenspitzenpunktes, rekonstruiert aus den Aufenthaltsbereichen aus lateraler und frontaler Sicht, die raumrichtig orientiert an den Seitenflächen eingezeichnet sind

(Weitere Erklärungen: siehe Text)

Wie die Palpenspitze während der Lokomotion den Raum vor dem Kopf erfaßt, veranschaulicht das aus Abb. 19 a und b abgeleitete dreidimensionale Schema (Abb. 19 d). Umschließt man die Punktwolken für P.5,r durch eine Verbindungslinie der äußeren Werte (ohne Extremwerte), gelangt man zu bogenförmig gekrümmten, ovalen Hüllflächen. Diese sind jeweils raumrichtig orientiert an den beiden Seiten des Würfels in Abb. 19 d eingetragen (vgl. Achsenschema Abb. 19 c). Der mittlere Ort des Aufenthalts wird durch die Mittellinien dargestellt, die mit möglichst gleichen Abständen zu den Rändern der Hüllflächen eingetragen sind. Aus den Mittellinien des projezierten Bewegungsraumes aus lateraler und frontaler Sicht kann man die Lage einer Hauptlinie rekonstruieren (Abb. 19 d), die den mittleren Ort des Aufenthaltsbereichs des Palpenspitzenpunktes im tatsächlichen Raum kennzeichnet. Um den gesamten Aufenthaltsbereich räumlich darzustellen, ist jeweils eine Hälfte einer Hüllfläche in der Ebene der Hauptlinie schraffiert.

Während der Sondierungsbewegung nähern sich die Palpenspitzen der Medianebene des Tieres, wenn sie nach vorn und hochgestreckt werden, entfernen sich aber von ihr, wenn sie nach unten zurück an den Kopf gezogen werden. Die von den Palpenspitzen ausgenutzten Bereiche können als gekrümmte Walzenformen beschrieben werden, die aufgrund des Bodenkontakts unten abgeflacht sind.

2.4.3. Koordination der Bewegungen beider Maxillarpalpen

Es ist zu fragen, ob die bei den Antennen beobachtete zeitweise Ankopplung beider Seiten auch für die Palpenbewegungen gilt. Die Differenzen der x-Koordinaten des rechten und linken Palpus aus frontaler Sicht lassen keinen Schluß auf gleiche Phasenbeziehungen zu, da sie weitgehend von der den rechten Wert überlagernden Schwingung bestimmt werden (Abb. 18). Für die y-Werte scheint im mittleren Teil ab ca. 700 msec ein Abschnitt synchroner Auf-Abbewegung zu bestehen (Abb. 18 c). Der Assoziationstest zeigt aber keine Signifikanz ($\alpha > 0{,}1$). Eine Korrelation

der diesen Koordinaten zuzuordnenden Winkel des rechten und linken Palpus ist ebenfalls nicht sicherbar ($\alpha > 0{,}1$). Andere Phasenbeziehungen sind nicht zu erkennen.

Die Palpen beider Seiten stellen also zwei Systeme dar, deren Bewegungsmuster in keiner deutlichen zeitlichen Beziehung zueinander stehen und verschieden aussehen können. Sie scheinen weitgehend unabhängig von einander zu arbeiten.

2.5. Gegenseitiger Einfluß von Antenne und Maxillarpalpus

Experimente an Tieren ohne Palpen (ii) und mit fixierten Antennen (iii) sollen zeigen, ob der Ausfall eines Organs die Bewegungen des anderen verändert. Bei Tier (iii) mit festgelegten Antennen zeigt der Rhythmus der Palpenbewegung keinen Unterschied zu dem des Normaltieres (i). Die Lage des Palpus relativ zum Kopf dagegen scheint vom Fehlen der Antenne beeinflußt (Abb. 20): Er wird nicht mehr so weit vom Kopf weggestreckt. Deutlicher kommt die veränderte Haltung des IV. und V. Gliedes in den Variationsbreiten der Winkel von K', P4, P5 und P5-4 zum Ausdruck (Abb. 21). Der Bereich der Palpenwinkel ist vor allem unter Verlust der großen Werte um 90° kleiner geworden. Der Kopfachsenwinkel reicht jetzt bis zur Senkrechten bei 0°, d.h. der untere Teil des Kopfes wird im vgl. zu Tier (i) stärker vorgestreckt. Die Palpen können dadurch weiter nach vorn ausgreifen. Möglicherweise korrigieren sie ihren Bewegungsbereich entsprechend der neuen Ausgangslage über den Bodenkontakt.

Die größere Variationsbreite des Kopfachsenwinkels deutet ausserdem auf eine unregelmäßigere Bewegungsabfolge hin. Im Normalfall könnte er von Informationen aus den Antennen stabilisiert werden.

Auch bei dem Tier (ii) ohne Palpenspitzen wächst die Variationsbreite des Kopfachsenwinkels und zwar zu negativen Werten:

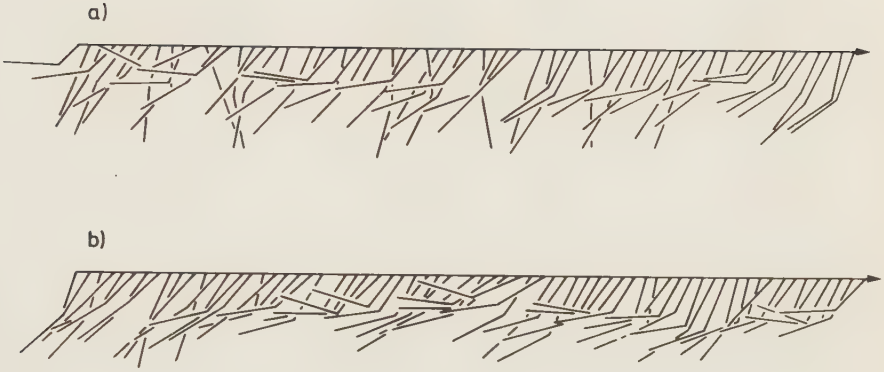


Abb. 20 Vergleich der Bewegungen des IV. und V. Maxillarpalpengliedes von einem unbehandelten Tier (i) zu einem Tier mit festgelegten Antennen (iii)

(laterale Sicht; schematisch rekonstruiert aus den Koordinaten von P.3, P.4 und P.5)

a) unbehandeltes Tier (i)

b) Tier mit festgelegten Antennen (iii)

Die Richtung der Waagerechten entspricht der Lage der Kopfachse, auf die die Winkel der Palpenglieder bezogen sind.

(Zeitverlauf von links nach rechts in Intervallen von 20 msec)

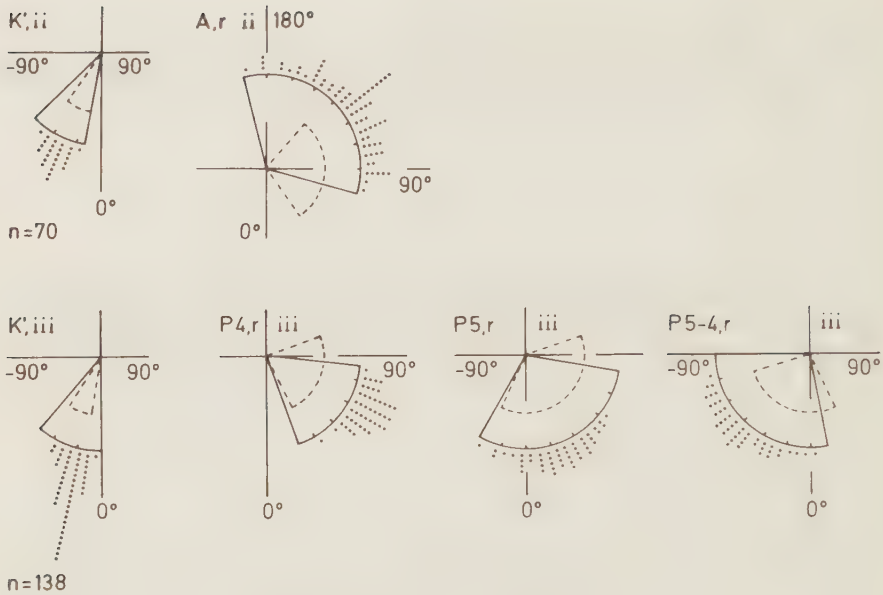


Abb. 21 Häufigkeiten der Winkel von Kopfachse, Antenne und Maxillarpalpus unter verschiedenen Ausschaltbedingungen

(laterale Sicht)

ii Tier ohne Palpenspitzen
iii Tier mit festgelegten Antennen

Die Wertebereiche der entsprechenden Winkel für ein unbehandeltes Tier sind jeweils gestrichelt eingezeichnet.

(••• = 9 Werte, Ausnahme bei A,r ii mit •••= 3 Werte)

K' Winkel der Kopfachse
A,r Winkel der rechten Antenne
P4,r Winkel des IV. Maxillarpalpengliedes, rechts
P5,r Winkel des V. Maxillarpalpengliedes, rechts
P5-4,r Differenzwinkel des IV. und V. Gliedes, rechts

der Kopf sackt nach unten (Abb. 21). Der Winkelbereich der Antennen hebt sich um ca. 40^{o} (Mittelwert der rechten Antenne, Tier (i): 90^{o}, Tier (ii): 130^{o}). Möglicherweise wird dies ebenfalls geregelt durch die Berührung mit dem Untergrund.

IV. Diskussion zur Verhaltensanalyse

Der Einsatz der Palpen innerhalb der beobachteten Verhaltensweisen zeigt zwei prinzipiell verschiedene Bewegungstypen. Die Palpen können einzeln unter Ausnutzung der vollen Beweglichkeit der Glieder gezielt als Tast- und Stützorgane, in seltenen Fällen auch als Greifwerkzeuge eingesetzt werden. Im Unterschied dazu tritt die Sondierungsbewegung - das schnelle Vibrieren der Maxillarpalpen - hauptsächlich während der Lokomotion, aber auch unabhängig davon bei Such- und Orientierungshandlungen auf.

Das schnelle Vibrieren der Maxillarpalpen, insbesondere des distalen Segments, kann von einer langsamen Pendelbewegung überlagert sein, die vermutlich von den basalen Gliedern verursacht wird. Dies zeigt, daß die beiden Bewegungstypen innerhalb eines Verhaltens gleichzeitig auftreten können (vgl. auch Suchstrategie nach Verlust des Futters; Abb. 4). Durch die langsame Bewegung, die bei der Lokomotion ebenfalls rhythmisch eingesetzt wird, erweitert sich der Bewegungsraum eines Palpus über die Medianebene des Tieres hinaus: die Einsatzbereiche des linken und rechten Tasters überlappen. Eine weitere Vergrößerung der Palpenreichweite wird durch Kopfbewegungen und, aus dem Stand, durch Schritte vor und rückwärts erreicht (vgl. Freßverhalten, Kap. B, 1.1.).

Die hier getroffene Unterscheidung der zwei Bewegungstypen ist mit der von BLANEY & CHAPMAN (1970) für die Palpenbewegung bei verschiedenen Acridierlarven getroffene Klassifizierung in "flicking" (schlagen) und "vibrating" (vibrieren) nur eingeschränkt vergleichbar. "Palp-flicking" ist eine isolierte, rhythmische Bewegung (Periodenlänge 100 - 250 msec), die im

Stehen und oft nur von einem Palpus in gelegentlichen Salven (max. Dauer 5 sec) ausgeführt wird. Dieser Bewegungstyp, dessen Bedeutung ungeklärt ist, kommt bei Grillen nicht vor. "Vibrating" oder Palpieren wird bei Acridiern vor allem im Zusammenhang mit der Futteraufnahme beobachtet und ähnelt in Bewegungstyp und zeitlichem Ablauf (Periodenlänge 60 msec) der Sondierungsbewegung der Grillen. Sie begleitet jedoch bei Grillen im Unterschied zu den Acridiern alle Bewegungen.

ELLIS (1963) beschreibt bei Larven von Locusta den tastenden Einsatz von Palpen und Antennen bei ungezieltem Umhergehen ("pottering"). Im gezielten Vorwärtslaufen ("marching") werden die Antennen unbewegt aufrecht getragen. Bei den Grillen schwingen sie dagegen während der Lokomotion auf und ab.

Da beim Vorwärtslaufen zwischen den Bewegungen von Antenne, Vorderbein und Maxillarpalpus keine festen Koordinationen gefunden werden können, sind ihre Rhythmen relativ unabhängig. Auch eine kontralaterale Kopplung des rechten und linken Maxillarpalpus läßt sich nicht feststellen. Dagegen sind die Bewegungen des IV. und V. Gliedes bezüglich der Richtung aneinander gekoppelt (vgl. Abb. 16). Der Betrag der Winkeländerungen ist jedoch nicht korreliert. Dies deutet auf einen Einfluß des Bodenkontakts hin, wodurch spezielle Untergrundsverhältnisse berücksichtigt werden können (vgl. BLANEY & CHAPMAN, 1970). Bei Acridiern werden die Palpen mehr waagerecht zur Kopflängsachse gehalten und die Bewegungen der distalen Palpenglieder III und IV aufeinander abgestimmt; Glied V ändert seine Haltung relativ zu Glied IV kaum (BLANEY & CHAPMAN, 1970).

Bei den hier angewandten Verfahren ist zu berücksichtigen, daß sie keine Aussagen über lose Kopplungen einzelner Rhythmen erlauben. Zur Analyse etwaiger überlagernder Perioden (relative Koordination, von HOLST, 1939) müßten längere Sequenzen ausgewertet werden. Außerdem löst das benutzte Registrierverfahren bei der hohen Bewegungsgeschwindigkeit der Palpen (τ_p = 50 msec) zeitlich nicht fein genug auf (Meßpunkte alle 20 msec), um detailliertere Angaben zu erlauben.

Zur kontrollierenden Funktion der Palpenrezeptoren im Freßverhalten liegen ausführliche Untersuchungen an Acridiern vor. Bei der Auswahl des Futters sind Antennen, Maxillar- und Labialpalpen als Detektoren für Phagostimulantien beteiligt (HASKELL & SCHOONHOVEN, 1969; HASKELL & MORDUE (LUNTZ), 1969). BERNAYS & CHAPMAN (1972) und BERNAYS et al. (1972) konnten eine zur Vorderdarmfüllung und Reizung der dort befindlichen Streckrezeptoren korrelierte elektrische Widerstandserhöhung der Schmeckhaare auf den Palpenspitzen feststellen, die mit einem Verschluß der terminalen Poren dieser Sensillen erklärt wird (BERNAYS & MORDUE (LUNTZ), 1973). Amputation der Maxillarpalpen führt nur in der ersten Zeit zu einer verminderten Futteraufnahme, da ihre Rolle durch Rezeptoren auf Antennen und Labrum ersetzt zu werden scheint (HASKELL & MORDUE (LUNTZ), 1969). Bei sehr hungrigen Tieren wurde eine Zunahme an zufälligen Probebissen vor dem Fressen beobachtet (BLANEY & CHAPMAN, 1970). Demnach scheinen die vor dem Beißen über die Palpensensillen eingehenden Informationen mit zunehmendem Hunger an Wichtigkeit zu verlieren (BLANEY & CHAPMAN, 1970).

Gegenüber dem von DETHIER (1954) für phytophage Insekten vorgeschlagenen sehr allgemeinen Verhaltensschema: "Orientierung zum Futter - Beißantwort - andauerndes Fressen" zeigen sich bei Grillen zusätzliche Verhaltenselemente. Sie bringen z.B. Nahrungsteile, die nur mit größerem Zeitaufwand zu bewältigen sind, von einer ungeschützten Bodenfläche aus in Deckung, um vor Nahrungskonkurrenten und Freßfeinden sicher zu sein.

Bei jedem Freßakt wird eine an den Nahrungstyp angepaßte Zerkleinerungsstrategie gewählt. Dabei werden die Mundwerkzeuge gemäß ihrer Ausstattung eingesetzt. Obwohl GANGWERE (1960) die Grillen zu dem Freßtyp der "center feeders" (in der Blattmitte-Fressende) ordnet, entspricht die hier beobachtete Strategie der der "margin feeders" (am Blattrand-Fressende), wie sie auch bei den Acridiern gefunden wird (BLANEY & CHAPMAN, 1970). Bei Grillen sind die gelenkigen, mit vielen Sensillen besetzten Palpen hilfreich zum Finden des richtigen Angriffspunktes und zum Ausrichten des Futters. Während des Fressens liegen die Maxillar-

palpen dem vor dem Kopf liegenden Teil auf und halten so Kontakt. Die Labialpalpen umgreifen den Abschnitt unter dem Kopf und sichern seine Position während der Tätigkeit der anderen Mundwerkzeuge. Die zangenförmigen, spitzen Lacinien der Maxillen werden als bewegliche Greiforgane eingesetzt und bringen die Nahrung zum Zerkleinern zwischen die kräftigen, in ihrer Bewegung eingeschränkten Mandibeln. Deren Beißrhythmus entspricht dem bei Schistocerca gemessenen Wert (410 msec; BLANEY & CHAPMAN, 1970).

Die Beobachtungen zum Einsatz der Palpen beim Putzverhalten ergänzen und korrigieren die bisherigen Beschreibungen der Putzbewegungen bei Grillen (vgl. HUBER, 1955; DE RIDDER, 1974). Die Maxillarpalpen sind beim Auffinden des Putzobjektes von Bedeutung, scheinen während des Putzens allerdings wenig beteiligt. Die Labialpalpen helfen beim Einfädeln der Antenne in die Mundteile. Fehlen sie, kann der korrekte Putzablauf gestört sein, wird aber nicht gänzlich verhindert. Die Paraglossae des Labiums schieben die Antenne aktiv vorwärts, wobei sie von den Galeae der Maxillen bzw. den Paraglossae abwechselnd gehalten wird. Beim Umgreifen dienen die Labialpalpen als Sicherung, um das Entgleiten zu verhindern (vgl. HOFFMANN, 1933; LAUDIEN, 1970). Bei der Schabe wird diese Ösenbildung dadurch hervorgerufen, daß die Antenne die Maxillen berührt (HOFFMANN, 1933). Möglicherweise tragen die Rezeptoren der Labialpalpenspitzen der Grillen dazu bei, über die Position der Antenne zwischen den Mundwerkzeugen zu informieren. Hinweise darauf, ob die Palpensensillen chemische Reize von der Antennenoberfläche erfassen, fehlen.

Bei allen Putzabläufen tritt die gleiche rhythmische Bewegung der Maxillen auf, die während der Bürstphase synchron und nicht alternierend (HUBER, 1955) ausgeführt wird. Die genaue Analyse des "Ins-Leere-Bürsten" (HUBER, 1955) zeigte, daß dies keine Leerlaufhandlung ist, sondern daß es zwei verschiedene Putzhandlungen beinhaltet: das Bürsten der Palpenspitzen mit synchroner Bewegung der Maxillen und das Reiben der Galeae gegeneinander mit alternierender Bewegung. Vor und nach jeder Putzhandlung werden auch die Palpen gesäubert. Dies unterstreicht

ihre Bedeutung,wenn man davon ausgeht, daß wichtige Organe mit vielen Rezeptoren besonders häufig geputzt werden (SZYMANSKY, 1918; WEYRAUCH, 1930; HUBER, 1955).

Die Maxillenbewegung wird in ihrer Amplitude der Dicke des Putzobjekts angepaßt. Der Abbruch der Putzbewegung und ihr Übergang in Freßbewegungen bei abgestorbenen Enden der Gliedmaßen wie auch das Innehalten der Bürstbewegung bei äußeren Störungen zeigen die Plastizität des motorischen Programms (vgl. WEYRAUCH, 1930; JUNG, 1937). Das "Auf-der-Stelle-Putzen" oder wiederholte Putzen derselben Bereiche, insbesondere beim Beinputzen, stellt eine weitere Modifikation durch sensorische Rückkopplung dar, die jedoch beim Antennenputzen weniger deutlich ausgeprägt ist. Das Putzorgan der Maxillen scheint zusammen mit den Labrumborsten an die Antenne in Größe und Anordnung so gut angepaßt, daß der Fühler auch ohne Rückmeldung über den Putzerfolg ausreichend gesäubert werden kann.

Die eigenen Untersuchungen zum Art- und Partnerkennen zielen auf den sensorischen Charakter der Palpen. Nach Überlegungen von ALEXANDER (1964) und ALEXANDER & OTTE (1967) zur Evolution des Paarungsverhalten der Orthopteren ist es sehr wahrscheinlich, daß im Sexualverhalten der Grillen chemische Reize eingesetzt werden. Bei vielen Grylliden muß das Männchen zur Kopulation das Weibchen auf seinen Rücken locken und dort bis zur erfolgreichen Spermatophorenübertragung immobilisieren (GERHARD, 1913, 1914; ZIPPELIUS, 1949). Dazu hat z.B. das Männchen der Waldgrille NEMOBIUS Sekretdrüsen auf den Flügeln entwickelt (FULTON, 1931; RICHARDS, 1952; GABBUT, 1954; ALEXANDER & THOMAS, 1959). Ob das abgesonderte Sekret artspezifisch ist oder ein unspezifisches Aphrodisiakum darstellt, ist nicht bekannt. Hinweise auf die stoffliche Übertragung artspezifischer Informationen bei Weibchen von Gryllus campestris und Acheta domesticus lieferten Versuche von OTTE & CADE (1976). Sie konnten erhöhte Putztätigkeit der Männchen nachweisen, die auf Filterpapier gesetzt wurden, auf dem sich vorher längere Zeit Weibchen aufhielten. PAUL (1976) konnte mit ähnlicher Methode bei verschiedenen Nemobiinae-Arten sogar Gesang der Männchen auslösen.

Aus den Gegenüberstellungen und Wahlversuchen geht hervor, daß G. bimaculatus-Männchen nur selten die gegenübergestellten Partner inter- wie intraspezifisch verwechseln. Da sie ihr Gegenüber schon nach dem ersten Kontakt erkannten, können hier die sich anschließenden gegenseitigen Verhaltensreaktionen unberücksichtigt bleiben. Geht man vom Vorhandensein eines Artmerkmals aus und setzt voraus, daß die getesteten B-Männchen nur die Eigenschaft "bimaculatus" auswerten (Arterkennung) und daß dies zur Balzauslösung genügt, müßten im Unterschied zu den nicht arteigenen C-Tieren alle B-Tiere angebalzt werden. Dem widerspricht das Ergebnis der Konfrontationen der B-Männchen untereinander. Prüft man das Entscheidungskriterium "adultes B-Weibchen" (Weibchenerkennung), was speziell nur die arteigenen Weibchen als Balzobjekte zuließe, so dürften weder weibliche noch männliche Larven angebalzt werden. Dient als Unterscheidungsmerkmal die Eigenschaft "adultes B-Männchen" (Männchenerkennung), müßten alle adulten Männchen ein spezifisches Merkmal tragen, dessen Fehlen Balz auslöst. Diese Art von "ausschließender" Erkennung ist aber nur mit der zusätzlichen Kenntnis über die Artzugehörigkeit "bimaculatus" denkbar, sonst müßten auch fremde Grillen wie die C-Weibchen oder die C-Larven angebalzt werden.

Die unterschiedliche Behandlung der einzelnen, von den B-Männchen aus getesteten Gruppen läßt sich am besten verstehen, wenn man annimmt, daß zunächst die Eigenschaft "bimaculatus" erkannt wird. Auf dieser Basis wird unter den Artgenossen nach der Eigenschaft "adultes Männchen" spezifiziert, denn diese scheinen ein kampfauslösendes Merkmal zu tragen. Die Frage nach dem spezifischen Erkennen der Weibchen, also der Benutzung des Merkmals "adultes Weibchen" ist nicht eindeutig beantwortbar. "Adultes Weibchen" scheint zwar einerseits wie "Larve" gegenüber "adultes Männchen" gleiche Gruppenzugehörigkeit als "nicht kampfauslösend" zu besitzen, was aber nicht mit "balzauslösend" identisch sein muß. Diesbezüglich zeigt sich eine verstärkte Wirkung der adulten Weibchen; auch indifferentes Verhalten oder Kampf tritt gegenüber Weibchen seltener auf als gegenüber Larven.

Es wäre zu prüfen, ob normale, das heißt nicht isoliert aufgezogene Männchen eine deutlichere Bevorzugung der adulten Weibchen zeigen, und damit neben "Arterkennung" und "Männchenerkennung" auch die Fähigkeit zur "Weibchenerkennung" klarer ausdrücken. Durch Isolation kann sich die Schwelle für das Balzverhalten erniedrigen. Möglicherweise sinkt dadurch die Bedeutung des Signals "adultes Weibchen" gegenüber "nicht-adultes Männchen". Dies könnte dazu führen, daß auch die Larven des letzten Stadiums angebalzt werden, die anscheinend noch keine Anzeichen der adulten geschlechtsspezifischen Merkmale tragen.

Aus diesen Überlegungen folgt, daß ein Merkmal allein zur Erklärung der gefundenen Reaktionen der G. bimaculatus-Männchen nicht ausreicht. Außerdem ist zu fragen, über welche Reizmodalitäten diese Merkmale zutage treten. Bei den Gegenüberstellungen erfolgt immer ein Berühren mit Antennen und/oder Palpen, ehe die Gruppenzugehörigkeit des Partners festgestellt ist (vgl. KHALIFA, 1950). Nach den eigenen Beobachtungen scheidet ein auf die Ferne wirkender optischer (vgl. RENCE & LOHER, 1977) bzw. olfaktorischer Reiz oder ein mechanischer Auslöser wie beim "Antennenpeitschen" (HUBER, 1955) als notwendiges Erkennungsmerkmal aus. Durch Lautäußerungen können sich Männchen gegenseitig verraten. Nicht nur zum Erkennen der stummen Weibchen und Larven ist aber insgesamt die Beteiligung eines gustatorischen Signals zu erwarten. Versuche von RENCE & LOHER (1977) an Teleogryllus commodus deuten ebenfalls auf einen Informationsaustausch über Kontaktchemorezeptoren hin: Männchen können ihre Weibchen durch Berühren einer beliebigen Körperstelle auf dem gesamten Körper erkennen, sie können andere Männchen dagegen nur nach gegenseitigem Antennenkontakt erkennen. Diese Signalwirkung der Antennen verschwindet nach Abwaschen mit Chloroform (RENCE & LOHER, 1977).

Im Gegensatz dazu läßt sich nach den hier dargestellten Ergebnissen aus den Wahlversuchen auf den Einsatz eines (schwer flüchtigen) Duftstoffes schließen. Die B-Männchen fanden zu ihren arteigenen Weibchen, obwohl direkter Kontakt verhindert war. Die bei Teleogryllus und Acheta mit Antennogrammen gemessenen

Antworten auf geschlechtsspezifische Reize (HOY, persönliche Mitteilung) deuten ebenfalls auf die Beteiligung eines geruchlichen Reizes hin.

Ehe die Rolle der Palpen für den Erkennungsprozess genauer eingegrenzt werden kann, muß der Anteil der chemischen Signale im engeren Berührungsfeld und ihr Verhältnis zu Merkmalen optischer, mechanischer und insbesondere akustischer Art noch besser aufgeschlüsselt werden. Die Bedeutung der akustischen Signale für die Fernorientierung wird davon nicht berührt. Allerdings ist zu bedenken, daß ALEXANDER (1962) innerhalb der Orthopteren bei Zunahme der Spezifizierung akustischer Signale eine abnehmende Wichtigkeit chemischer Reize vermutet.

C. FUNKTIONSPRÜFUNG DER SENSILLEN AUF PALPEN UND ANTENNEN

I. Einleitung

Die Art und Weise des Einsatzes der Palpen im Verhalten läßt erwarten, daß sich auf dem Sensillenfeld der Palpenspitze neben Mechanorezeptoren auch olfaktorische und/oder gustatorische Rezeptoren befinden. Um dies zu klären, sind qualitative elektrophysiologische Messungen geeignet. Es werden auch die Antennen mit einbezogen, weil ihre Sensillen äußerlich sehr große Ähnlichkeit zu den Sinneshaaren auf der Palpenspitze zeigen (vgl. Kap. D). Da bisher bei Grillen nahezu nichts zur Physiologie der chemorezeptiven Sensillen bekannt ist, erscheint es gerechtfertigt, die vorliegenden Daten trotz ihrer Unvollständdigkeit anzuführen, zumal sie im Zusammenhang mit den morphologischen Befunden an Bedeutung gewinnen.

II. Material und Methoden

Summenableitungen

Zur Ableitung von Rezeptor-Summenpotentialen (Elektro-Antennogrammen = EAG; vgl. SCHNEIDER & HECKER, 1956) wurden Köpfe von Gryllus bimaculatus-Weibchen mit der Halsöffnung auf einem isolierten, mit Wachs-Kollophonium-Gemisch (2:1) überzogenen Halter befestigt. Antenne bzw. Maxillarpalpus wurden zusätzlich mit Häkchen aus Wolframdraht festgelegt.

Als Elektroden dienten mit physiologischer Lösung (WEIS-FOGH, 1956) gefüllte Glaskapillaren mit Ag-AgCl-Drähten. Bei den EAG-Messungen wurde die differente Elektrode in die frisch abgeschnittene distale Spitze der Antenne, die indifferente in die Antennenbasis eingestochen. Bei den Elektro-Palpogrammen wurde die differente Elektrode in die weiche Palpenspitze, die indifferente in das Gelenk zwischen Glied IV und V, in die Basis des Maxillarpalpus oder in die Kopfkapsel eingeführt. Die abgeleiteten Antworten wurden über einen DC-Vorverstärker (100-fach, Eingang 10^{12} Ohm) auf dem Oscillographen sichtbar gemacht und mit einem Schreiber (Phillips Oscilloscript PT 5104, Frequenzbereich 0-160 Hz) aufgezeichnet.

Die Duftreizung erfolgte mit der Spatelmethode (KAFKA, 1970).

Zeitgleich mit dem Einbringen des mit unverdünnter Substanz beladenen Spatels in den kontinuierlichen Luftstrom (ca. 150 - 200 cm/sec) erfolgte manuell die Reizmarkierung auf dem Schreiber (Dauer ca. 2 - 5 sec, im Abstand von 10 - 50 sec). Zur Kontrolle wurde zwischen den Reizserien leere Spatel in den Luftstrom gehalten.

Einzelzellableitungen

Köpfe weiblicher Gryllus bimaculatus wurden wie oben präpariert. Nervenimpulse von den Kontaktchemorezeptoren wurden extrazellulär durch Überstülpen der differenten Glaskapillar-Elektrode (Spitzendurchmesser ca.10 - 20 µm) über die Spitze der Sensillen abgeleitet (HODGSON et al., 1955). Als indifferente Elektrode diente entweder eine in den Kopf eingestochene zweite Glaskapillare (0,1 M KCl) oder ein in der Halsöffnung befindlicher Silberdraht. Das vorverstärkte elektrische Signal (AC, 500-fach, Eingang 10^9 oder 10^{12} Ohm) wurde durch Filter auf den Bereich 4 Hz bis 10 kHz beschränkt und auf Oscillograph und Schreiber (Frequenzbereich 0 - 300 Hz) registriert. Der elektrische Kontakt zwischen Elektrode und Sensillen konnte durch ein auf die indifferente Elektrode gegebenes Signal (1 kHz, 10 mV) kontrolliert werden, das bei Kontakt über einen parallel geschalteten Lautsprecher hörbar wurde.

Als Testreize dienten in der differenten Elektrode wässrige Lösungen anorganischer oder organischer Salze (s.u.). Die Dauer des Reizes betrug meist mehrere Sekunden.

III. Ergebnisse

1. Elektro-Antennogramme

In den Antennogrammversuchen wurden Vertreter verschiedener Stoffklassen getestet, die in der Natur in Blättern oder Früchten von Pflanzen vorkommen. Tab. 10 stellt die geprüften Substanzen und das Auftreten einer Rezeptorantwort (elektrische Signale von 0,1 - 1 mV) zusammen.

Die Reaktion auf aliphatische Alkohole wird bei abnehmender Kettenlänge mit niedrigeren Spannungsänderungen beantwortet. Ungesättigte und cyclische Alkohole geben wie Monoterpene Antenno-

Tab. 10 Antworten bei Elektro-Antennogrammen

Substanzklasse	Teststoffe	Antwort
aliphatische Alkohole	Methanol	-
	Äthanol	-
	Isopropanol	+
	2-Pentanol	++
	Hexanol	++
	Heptanol	++
	Octanol	++
ungesättigte und cyklische Alkohole	Linalool	++
	Geraniol	++
	Eugenol	++
	Terpineol	+
	Anethol	++
	Benzylalkohol	++
Monoterpene	Limonen	++
	p-Cymol	++
	Cyclohexanol	++
monocyklische Ketone	Pulegon	++
	Cyclohexanon	++
	Carvon	++
Ester	Benzoesäuremethylester	++
	Amylacetat	++
	Hexenylbutyrat	++
Säuren	Ameisensäure	++
	Essigsäure	++
	n-Buttersäure	+
	Crotonsäure	-
	Capronsäure	+
	Octansäure	++
	2-Methylbuttersäure	+
	2-Phenylbuttersäure	+
	Methacrylsäure	-
	Acrylsäure	-
	3-Cyclohexencarbonsäure	-
Aldehyde	Citral	++
	Butyraldehydoxim	++
	Zimtaldehyd	+
Amine	Heptylamin	++
	Octylamin	++
	Diäthylamin	++
	2-Dibutylamin	-
	Benzylamin	++

++ deutliche Antwort; + schwache Antwort (nicht immer eindeutig);
- keine Antwort

gramme mit steilem Spannungsabfall bei Reizbeginn und langsamem Ausklingen nach Reizende (Abb. 22 a). Monocyclische Ketone sowie aliphatische Säuren und Ester werden mit ähnlich verlaufenden Spannungsänderungen und Amplituden beantwortet (Abb. 22 a). Ungesättigte aliphatische Säuren dagegen ergeben schwächere Antworten. Unter den Aldehyden ist die Antwort auf Citral am stärksten. Amine liefern einen charakteristischen Spannungsverlauf mit anfänglich steilem Anstieg, dann starkem Absinken und anschließendem Ausklingen z.T. mit Überschwingen (Abb. 22 a).

Summenableitungen an den Maxillarpalpen bei Reizung mit denselben Duftstoffen ergaben keine meßbaren Antworten.

2. Einzelzellableitungen an Kontakt-Chemorezeptoren

Am größten Sinneshaar Typ E (Sensillentypen vgl. Kap. D) wurden elektrische Impulse extrazellulär gemessen. Auch die Haare des Typs B und D wurden wiederholt getestet, gaben aber keine Antworten. Im Gegensatz zu den spitzen Sensillen des Typs F (ohne Poren) war bei den Typen B, D und E eindeutig Kontakt über das Präparat herzustellen. Widerstandsmessungen mit einer NaCl-Elektrode (0,2 M) und einem Ohmmeter (URI BN 1050, Rohde & Schwarz, München) in der Ableitanordnung erweisen Werte für den Gleichspannungswiderstand in der Größenordnung von 30×10^6 Ohm für Typ B und D, von 50×10^6 Ohm für Typ E (Eigenwiderstand der Elektrode in 0,2 M NaCl: 8×10^6 Ohm).

Typ E beantwortet ausschließlich anorganische Salze mit einwertigen Anionen. Die Antwort besteht aus unregelmäßigen Impulsfolgen verschiedener Amplitudenklassen (Abb. 22 b).
Häufig erfolgte sie erst mehrere Sekunden nach Aufsetzen der Elektrode. Die Reaktionen scheinen unabhängig vom pH-Wert der Lösung. NaCl wirkt bei weitem am zuverlässigsten. Bei Reizung mit $MgCl_2$ oder $CaCl_2$ unterbleibt eine Antwort. Ob in diesem Fall eine Hemmung vorliegt, ist nicht anzugeben, da die Ruheaktivität nicht gemessen werden kann. Zucker in destilliertem Wasser (schlechte Leitfähigkeit) oder in verdünnter Salzlösung (0,01 M

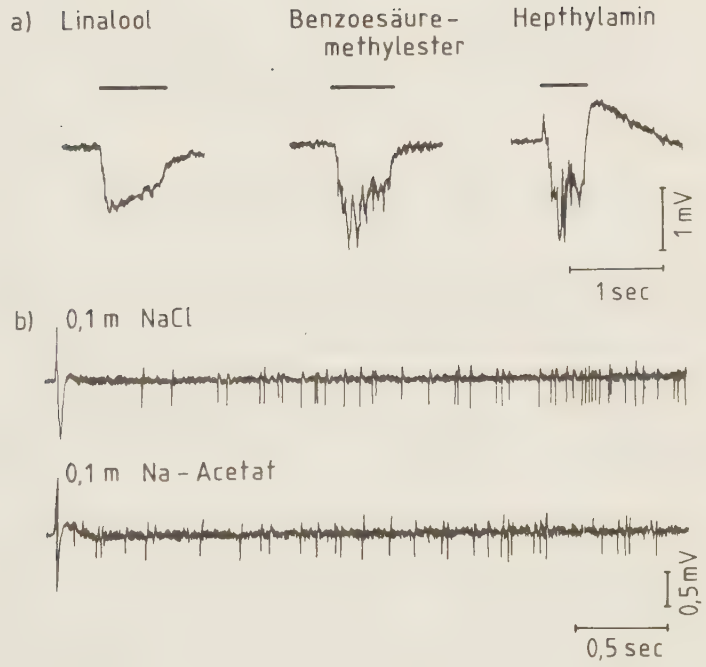


Abb. 22 Rezeptorantworten bei chemischer Reizung

a) Elektro-Antennogramme auf Duftreizung der Antenne

b) Einzelzellableitungen an dem Kontaktchemorezeptor Typ E des Sensillenfeldes auf den Maxillarpalpenspitzen

NaCl) bleiben ohne Wirkung. Tab. 11 stellt die getesteten Reizlösungen und die Art der Antwort zusammen.

Auch auf Aminosäuregemische oder anorganische Säuren (Essigsäure, Ascorbinsäure, Citronensäure) reagierten die Rezeptoren nicht. Mechanische Reizung durch langsames Hin- und Herbewegen der Ableitelektrode blieb ebenfalls ohne Wirkung.

IV. Diskussion zur Elektrophysiologie

Die Ergebnisse der Elektro-Antennogramme zeigen, daß es auf den Antennen von Gryllus bimaculatus Riechhaare gibt, die auf ein breites Spektrum von Duftsubstanzen antworten, die in Pflanzen vorkommen (vgl. Schabenantenne, SASS, 1975). Der Verlauf der Signale zeigt zu den bisher von Schmetterlingen bekannten EAG-Formen keine Abweichungen (vgl. SCHNEIDER, 1957; PRIESNER, 1967; KAFKA, 1970).

Bei den Palpen ist mit gleicher Meßanordnung keine Summenableitung möglich. Dies kann in der zu kleinen Anzahl der Riechhaare auf den Palpenspitzen (ca. 5% von 5000 Haaren, vgl. Kap. D, 3.) oder in der ungünstigen Anordnung der Sinneszellen begründet sein (Nebenschluß oder nicht hintereinandergeschaltete Dipole, KAISSLING, 1971). Andererseits könnten die gebotenen Duftreize bei den Palpensensillen wirkungslos sein. Bei dem breiten Einsatz dieser Rezeptoren im Verhalten (vgl. Kap. B) ist aber eine hohe Spezifität für andere, nicht im Spektrum der getesteten Substanzklassen vertretene Stoffe unwahrscheinlich, allerdings auch nicht auszuschließen. Da die Sensillen von Antennen und Palpen morphologisch sehr ähnlich sind (vgl. Kap. D, 4.), kann man dennoch auch für die Palpensensillen mit Wandporen olfaktorische Funktion annehmen.

Um die Eigenschaften der olfaktorischen und der gustatorischen Sinneshaare auf den Palpenspitzen genauer zu prüfen, müssen Einzelzellableitungen durchgeführt werden. Quasi-intrazelluläre Ableitungen (KAISSLING, 1974) erwiesen sich wegen der geringen

Tab. 11 Antworten bei Einzelzellableitungen an dem Sinneshaar Typ E

Reizlösung		pH-Wert	Antwort
Li	- Chlorid	6,1	+
Na	"	6,5	+
K	"	5,9	+
Mg	"	5,7	-
Ca	"	5,7	-
Li_2	- Carbonat	11,4	+
K_2	"	11,5	+
Ca	"	8,4	-
NaH	"	8,3	+
KH	"	8,3	+
NaH_2	- Phosphat	4,5	-
KH_2	"	4,6	-
Na_2	"	9,2	+
Na_2-Glycero	"	9,0	-
Na_2	- Sulfat	5,8	+
$(NH_4)_2$	"	7,1	-
Na	- Acetat	7,9	+
Ca	"	8,5	-
(NH_4)	"	6,8	-
Na	- Nitrat	6,1	+
K	"	6,7	-
Zuckermischung[1] in Aqua dest.		-	-
Zuckermischung[1] in NaCl		-	-

[1] bestehend aus Glucose, Saccharose, Fructose, Trehalose, je 0,05 M, d.h. insgesamt also 0,2 M.

Größe und der hohen Dichte der Sensillen als undurchführbar. Extrazelluläre Einzelzellableitungen durch Einstechen in die Cuticula an der Haarbasis (BOECKH, 1962) wurden durch die Biegsamkeit der weichen Spitzenmembran sowohl bei Benutzung von Glaskapillar- als auch von angespitzten Wolframelektroden verhindert. Wiederholtes Einstechen läßt wegen des hohen inneren Lymphdruckes sehr leicht Hämolymphe austreten und die Palpenspitze kollabieren.

Auch bei den Ableitungen mit der Methode von HODGSON et al., 1955), die bei den Kontakt-Chemorezeptoren des Typs E erfolgreich war, macht die eindeutige Identifizierung der Sinneshaare bei wiederholter Reizung oft Schwierigkeiten, da die Palpenspitze selbst in unverletztem Zustand langsam einsinkt. Nachteilig ist, daß diese Methode die möglichen Teststoffe auf wässrige resp. leitende Lösungen beschränkt und die Ruheaktivität nicht erfaßt.

Bei den Messungen an den Schmeckhaaren erweist sich die Erfolgsrate und die Reproduzierbarkeit der Antworten als sehr gering. Dies könnte methodisch bedingt sein, da die Ableitanordnung in verschiedener Hinsicht noch unzulänglich ist (z.B. Anfangsblock des Verstärkers, Auskristallisieren der Reizlösung etc.). Ihr Eingangswiderstand ist an den der Sensillen angepaßt. Die hier gefundenen Werte von ca. 50 x 10^6 Ohm entsprechen Angaben von MORITA & TAKEDA (1957) und STÜRCKOW (1971) für andere Kontaktchemorezeptoren.

Darüber hinaus widersetzen sich die Kontakt- Chemorezeptoren einer einfachen Funktionsanalyse. Schon die Herstellung des elektrischen Kontakts gelingt wegen schwankender Widerstandsverhältnisse nicht immer in gleicher Weise (vgl. bei Verwendung der Überstülp-Methode: den OTTER, 1972; van der STARRE, 1972; MAES & den OTTER, 1976; aber auch bei Verwendung der "side wall technique": UEHARA & MORITA, 1972). Die Variabilität der Antworten ist nicht nur unter verschiedenen Haaren desselben Typs, sondern auch bezüglich der Spezifität der einzelnen Neurone in vergleichbaren Sensillen sehr groß (SCHOONHOVEN & DETHIER, 1966; DETHIER

& KUCH, 1971; DETHIER, 1973; BLANEY, 1974, 1975; MAES & den OTTER, 1976; RÜTH, 1976, MAES, 1977). Selbst Reaktionen eines Sensillums auf denselben wiederholten Reiz zeigen Unterschiede (BLANEY, 1974). Dadurch entsteht eine große Unsicherheit in der Identifizierbarkeit der Antworten durch Amplitudenvergleich oder zeitliches Impulsmuster (vgl. BLANEY, 1974; RÜTH, 1976).

Zur funktionalen Analyse eines ausgedehnten Feldes von Kontaktchemorezeptoren bedarf es einer statistischen Auswertung über eine Vielzahl von Ableitungen an verschiedenen Sensillen eines Typs über ein breites Spektrum von möglichen Reizstoffen (vgl. methodische Ansätze bei BLANEY, 1975; MAES & den OTTER, 1976).

D. MORPHOLOGIE DER PALPEN UND IHRER SENSILLEN

I. Einleitung

Die beißend-kauenden Mundwerkzeuge und ihre Anhänge sind meist am Beispiel der Schaben (SNODGRASS, 1935; PRINGLE, 1938) beschrieben, doch ihre Anatomie und Histologie sind auch von Acridiern genauer bekannt (THOMAS, 1966; CHAPMAN, 1966; BLANEY & CHAPMAN, 1969 a). Auf den Palpenspitzen von Schaben (BURRY & MORAN, 1973; ALTNER, 1975) und Acridiern(BLANEY & CHAPMAN, 1969 b; BLANEY et al., 1971; BLANEY, 1974, 1977) wurden Sensillenfelder gefunden, die gleichmäßig mit hauptsächlich gustatorischen Rezeptoren besetzt sind. An Acheta domesticus wurde die Innervation der Mundwerkzeuge von ROSCISZEWSKA & FUDALEWICZ-NIEMCZYK (1974) beschrieben. Aufgrund von Methylenblau-Färbung teilten sie die Sensillen in mehrere Gruppen, erwähnen aber die Palpenspitzen nur als dicht besetzt.

Zur Sensillenausstattung bei Gryllus bimaculatus gibt es bisher nur ausführliche feinstrukturelle Analysen der Sinneshaare auf den Cerci (SCHMIDT & GNATZY, 1971, 1972; GNATZY & SCHMIDT, 1971, 1972 a, b; GNATZY, 1978) und erste raster-elektronenmikroskopischen Angaben zur Oberflächenstruktur der Antennen (DE RIDDER, 1974).

Die Organisation des Sensillenfeldes auf den Palpenspitzen von Gryllus bimaculatus soll in bezug auf Typologie und Topographie hier genauer untersucht werden. Feinstrukturelle Daten der vermutlich reizleitenden Systeme sollen Hinweise auf die Funktion der Sensillen liefern (vgl. ALTNER et al., 1977). Außerdem sind strukturelle Anpassungen an die besondere mechanische Beanspruchung dieses Tastorgans, z.B. während der häufigen Sondierungsbewegung zu erwarten. Die morphologische Basis der Beweglichkeit soll durch das Studium des Muskel- und Gelenkaufbaus verdeutlicht werden.

II. Material und Methoden

Lichtmikroskopie (LM)

Köpfe von Gryllus bimaculatus beiderlei Geschlechts wurden nach der Imaginalhäutung vor der Aushärtung der Cuticula (wenige Exemplare 5 Tage später) in alkoholischem Bouin'schem Gemisch fixiert. Anschließend wurden Maxillen und Labien abpräpariert, mindestens 14 Tage in Methylbenzoat erweicht, über Benzol in Paraplast eingebettet und Schnittserien von 8, 10 oder 12 µm hergestellt. Die Schnitte wurden mit Azan (nach Domagk: Kernechtrot, Anilinblau, Orange G; ROMEIS, 1948) oder der einstufigen Mallory-Heidenhain-Färbung (Säurefuchsin, Anilinblau, Organge G; CASON, 1950) behandelt. Sie wurden direkt (Leitz, Macro-promar) oder nach Mikrophotos (Zeiss, Photomikroskop) zeichnerisch ausgewertet.

Raster-Elektronenmikroskopie (REM)

Einzelne Teile der Antennen von adulten G. bimaculatus-Männchen und -Weibchen wurden ohne vorherige Fixierung luftgetrocknet. Bei dieser Methode kollabieren die Palpenspitzen. Um dies zu verhindern, wurden ganze Maxillen, Labien oder einzelne Palpen kurz in wässrige Detergenzlösung getaucht, mit gepufferter Glutaraldehyd- (pH 7,2) oder Karnovsky-Lösung (pH 7,3) fixiert, stufenweise dehydriert und aus Amylacetat oder Essigäther luftgetrocknet. Die Präparate wurden auf Aluminium-Haltern mit doppelseitigem Klebeband, Leitsilber oder Leit-C (nach Göcke, E. Neubauer, Münster) aufgeklebt, mit Gold beschichtet (Hummer II, Metall-Kathodenzerstäuber, Technics, Ltd., USA) und einem Cambridge Stereoscan S4-10 bei 15 kV betrachtet.

Zur Bestimmung der Haartypen und ihrer jeweiligen Anzahl auf der Palpenspitze wurde das distale Segment eines weiblichen Maxillarpalpus um die Längsachse rotiert und aus 4 auf einander senkrecht stehenden Richtungen bei ca. 1000-facher Vergrößerung aufgenommen. Zum Vergleich wurde das distale Segment eines männlichen Maxillarpalpus von einer Richtung in gleicher Weise ausgewertet.

Transmissions-Elektronenmikroskopie (TEM)

Die distalen Segmente der rechten Maxillarpalpen von 1 Tag alten Gryllus bimaculatus-Weibchen wurden in OsO_4 (2%) in Veronal-Acetat-Puffer (ZETTERQUIST, 1956) fixiert, stufenweise in Äthanol dehydriert und über Propylenoxid in Epon 812 eingebettet. Seriendünnschnitte (600 - 800 Å dick; Reichert Mikrotom OmU 2, Diamantmesser) wurden in Uranylacetat (2%) und Bleicitrat (0,3%) kontrastiert und im Elektronenmikroskop (Siemens Elmiskop 1A) bei 80 kV untersucht.

Das Längsschnittschema des Sockelbereichs von Sensillentyp D wurde aus einer Serie von Querschnitten rekonstruiert. Das Modell der Sensillenspitze von Typ B wurde nach Serienschnitten maßstabsgerecht (90000 : 1) angefertigt.

Axonauszählung

Der Maxillarpalpus eines Weibchens wurde unterhalb des Sensillenfeldes im distalen Drittel des V. Segments geschnitten und für die Elektronenmikroskopie präpariert (s.o.). Von den beiden Palpennerven wurden Photomontagen der gesamten Querschnitte aus TEM-Bildern mit 36 000-facher Vergrößerung hergestellt (Durchmesser der kleinsten Axone auf den Photos ca. 5 mm).

Zur Durchmesserbestimmung aller Axone wurden bei annähernd kreisförmigen Axonquerschnitten die Koordinaten zweier diametral liegender Punkte des Umfangs mit dem Kurvendigitalisierer (vgl. Kap. B, II.) erfaßt und ihr Abstand (= Durchmesser) berechnet (bei ovalen Querschnitten ein mittlerer Durchmesser zwischen Quer- und Längsachse). Mit einem weiteren Rechenprogramm wurden die Gesamtanzahl der Axone und die jeweiligen Durchmesserhäufigkeiten in Klassen zu 0,05µm bestimmt.

Die erfaßten Querschnitte wurden auf den Photos farbig ausgestrichen. Zählfehler sind wegen der Größe und Übersichtlichkeit bei der bildweisen Auszählung daher weitgehend auszuschließen. Zur Fehlerabschätzung der Durchmesserbestimmung wurden 12 Axone unterschiedlicher Größe (0,5 - 2,5µm) planimetrisch vermessen und aus den Flächen die mittleren Durchmesser errechnet. Sie erwiesen sich im Mittel etwa 5% größer als die mit dem obigen Verfahren gemessenen Werte. Der Fehler zeigt keine Abhängigkeit von dem Durchmesser der Axone.

III. Ergebnisse

1. Der Aufbau der Palpen

Der Aufbau der Palpen entspricht dem pterygoter Insekten mit beißend-kauenden Mundwerkzeugen (SNODGRASS, 1935). Der 5-gliedrige Maxillarpalpus sitzt auf dem Stipes der Maxille, der nur 3-gliedrige Labialpalpus auf dem Prämentum des Labiums. Die einzelnen Segmente der Palpen sind gegeneinander beweglich und von unterschiedlicher Form und Größe (Tab. 12; Abb. 23).

Auf den Palpenspitzen befindet sich jeweils ein Sensillenfeld, dessen auffällige Struktur gut von dem übrigen Palpus (= Palpenschaft) zu unterscheiden ist (Abb. 23). Es liegt als Kappe über dem distalen Abschnitt von Glied V bzw. III und greift vor allem bei dem Maxillarpalpus proximad aus.

Tab. 12 Längenabmessungen der Palpenglieder

Glied	Maxillarpalpus	Labialpalpus
I	400 - 500 µm	700 µm
II	500 - 800 µm	800 µm
III	1200 µm	900 µm
IV	1200 µm	-
V	1500 - 2000 µm	-

Tab. 13 Cuticulafärbungen des Maxillarpalpus

Organbereich	Färbung mit	
	Mallory	Azan
Sensillencuticula	gelb	gelb
Spitzenmembran	blau	blau
Membran im Gelenkbereich	blau	blau
Palpenschaft-Cuticula,		
äußere Schicht	rot	gelb
innere Schicht	blau	blau

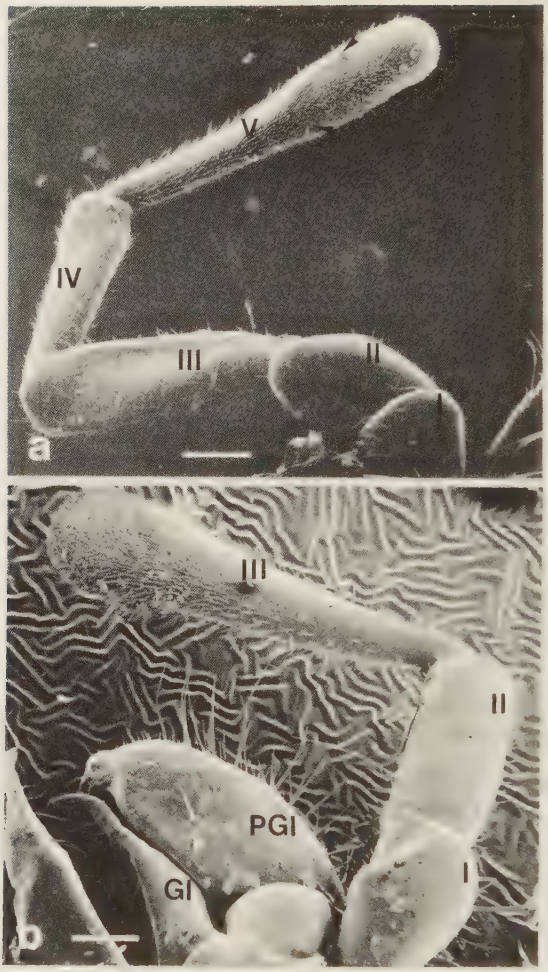


Abb. 23 Übersicht über die Palpen

(REM-Aufnahmen; Benennung der Glieder in römischen Ziffern von proximal nach distal)

a) rechter Maxillarpalpus (Glied I, II und III von außen, Glied IV und V schräg von innen zu sehen; Maßstab 300 µm)

Das Sensillenfeld greift auf der Ventralseite weiter proximad aus (Grenze siehe Markierungen).

b) linker Labialpalpus (Ventralseite; Maßstab 200 µm)

GL Glossa, PGl Paraglossa

Die im folgenden beschriebenen Strukturmerkmale im Aufbau der Palpen gelten für beide Geschlechter, zwischen denen keine Unterschiede festgestellt wurden.

1.1. Cuticulastruktur

Um die Ausdifferenzierungen der Cuticula darzustellen, wird ihre Anfärbbarkeit mit Azan und Mallory verglichen und durch Angaben zur Oberflächen- und Feinstruktur (aus REM und TEM) ergänzt. Die unterschiedlichen lichtmikroskopischen Anfärbungen stellt Tab. 13 zusammen (vgl. Abb. 24, 28, 30).

Mit Azan färbt sich die Cuticula des Palpenschafts und der Sensillen gelb. Mit Mallory färbt sich nur die Cuticula der Sensillen gelb, die des Palpenschafts dagegen rot. Bei der Mallory-Färbung lassen sich außerdem rote Becher an der Basis der Sinneshaare erkennen (Abb. 24, Pfeil). Die Membran in den Gelenkbereichen und die Spitzenmembran gleichen sich in ihrer blauen Farbe, jedoch nicht in ihrer Oberflächenstruktur (Abb. 25, vgl. Abb. 28, 30). Die Spitzenmembran erscheint rauh, leicht wellig und ist zwischen den Sensillen mit vielen Mikrotrichien (0,5 - 1 µm lang) besetzt. Die Membran des Gelenks hat höckerartige Oberflächenbildungen. Die Cuticula des Palpenschafts trägt dachziegelartige, hexagonale Platten, die im Grenzbereich zur Spitzenmembran Zipfel aufweisen können (Übergänge zu den Mikrotrichien; Abb. 25 a). Zwischen den Platten liegen vereinzelt kleine Öffnungen (vermutlich Hautdrüsen, Durchmesser ca. 1 µm, Abb. 51).

Lichtmikroskopische Präparate mehrerer Tage alter Tiere zeigen, daß nur die Cuticula des Palpenschafts, nicht jedoch die der blauen Membranbereiche durch Ausbildung weiterer Lagen an Dike zunimmt, ohne ihre Anfärbbarkeit im Sinne zunehmender Gerbung (BAKER, 1958) zu verändern.

Im elektronenmikroskopischen Bild ist in der Spitzenmembran das parabole Muster helicoidaler Chitinlamellen zu sehen (BOULIGAND, 1965; Abb. 26 a), die in der proximalen Hälfte von langen Cuti-

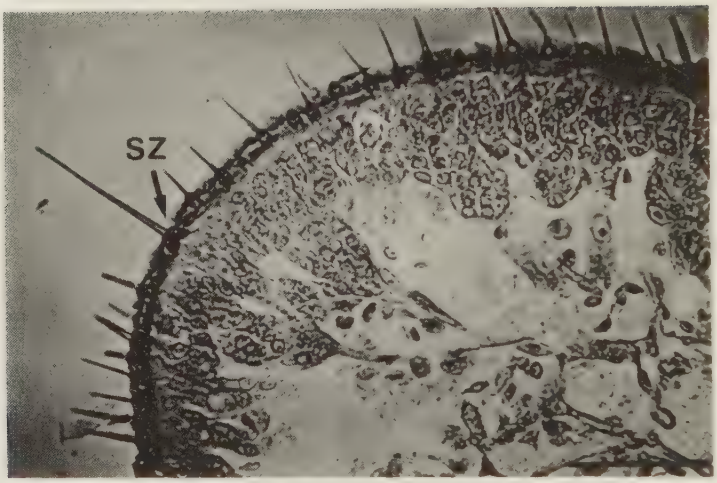


Abb. 24 Querschnitt durch die Spitzenregion des Labialpalpus im Bereich der membranösen Cuticula

(LM-Aufnahme; Maßstab 50 µm; Mallory-Färbung)

Die Zellkörper der Sinneszellen eines Sensillums liegen in einzelnen Hüllsäckchen weit unterhalb der Epidermis.

SZ Sockelzylinder (Pfeil)

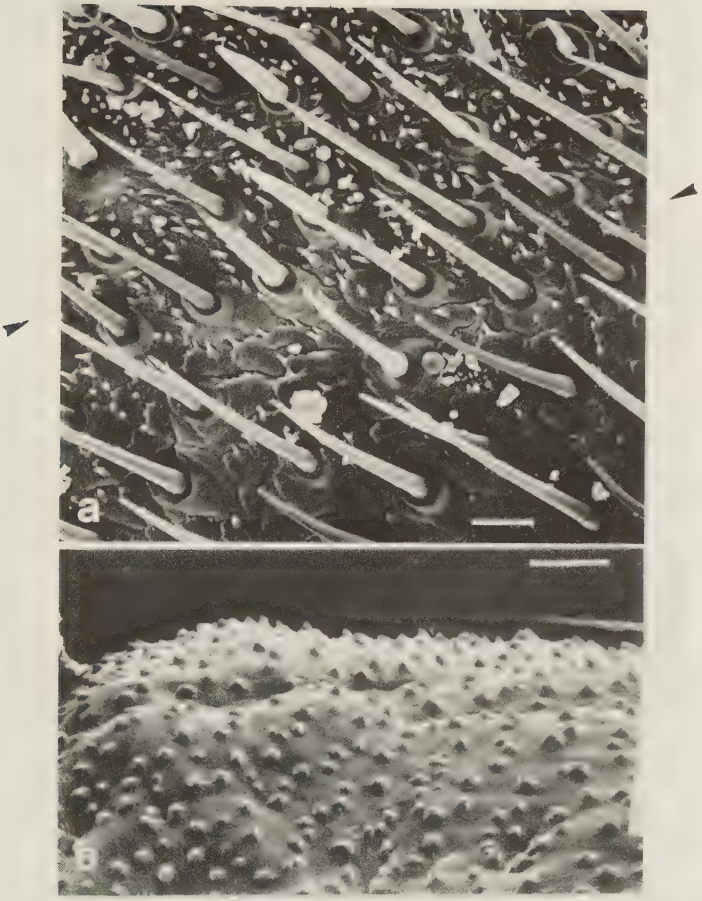


Abb. 25 Cuticula des distalen Maxillarpalpengliedes

(REM-Aufnahmen; Maßstab 10 µm)

a) Übergang von sklerotisierter Schaftcuticula (unterhalb der Markierungen) zum Sensillenfeld mit membranöser Cuticula (oberhalb), zwischen den Sensillen Mikrotrichien

b) Membran in dem Gelenkbereich von Glied IV/V mit höckerartigen Oberflächenbildungen

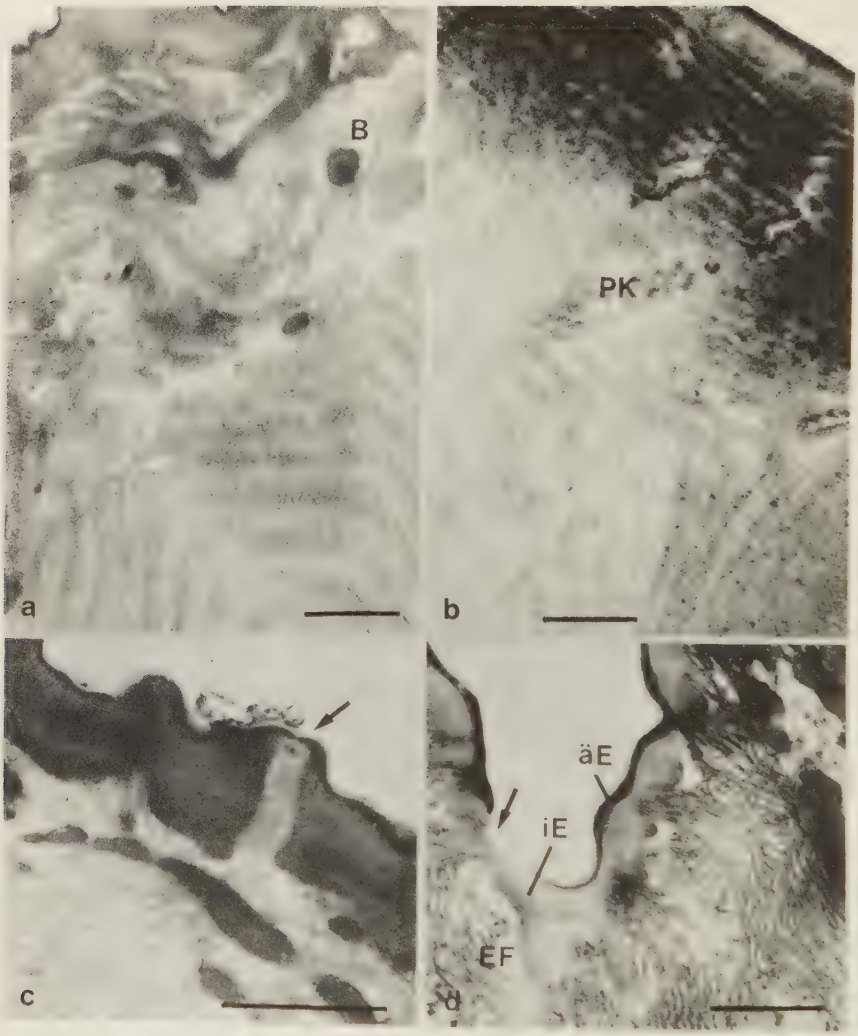


Abb. 26 Feinstruktur membranöser und sklerotisierter Cuticula

(TEM-Aufnahmen, Maßstab a, b) 1 µm, c, d) 0,5 µm)

a) membranöse Cuticula des Sensillenfeldes auf der Palpenspitze

b) sklerotisierte Cuticula des Palpenschafts (Mesocuticula)

c) Porenkanalfilamente in der membranösen Cuticula (Pfeil)

d) Epicuticula-Filmente in der Gelenkmembran eines Sensillums Typ F des Palpenschafts (Pfeil: Verbindung nach außen durch die äußere Epicuticula?)

äE äußere Epicuticula, B Balken, EF Epicuticula-Filamente,
iE innere Epicuticula, PK Porenkanal

culafaserbündel ("Balken" RICHARDS, 1952) durchzogen wird. Der Aufbau der Cuticula des Palpenschaftes ist homogener mit einer nur schwachen Schichtung lamellarer Lagen (Abb. 26 b). Beiden gemeinsam sind außen strukturlose Abschlußschichten: eine hellere innere (0,02 /um) und eine dunklere äußere (0,4 /um) Epicuticula, deren Material dem der Balken ähnelt.

In der Spitzenmembran kann die Epicuticula von Filamentbündeln durchzogen werden, die aus den distalen Chitinlamellen zu entspringen scheinen (Abb. 26 c). Nur in der Cuticula des Palpenschaftes verlaufen einzelne Porenkanäle senkrecht zur Oberfläche durch die gesamte Cuticulaschicht (Abb. 26 b).

1.2. Palpenmorphologie

Da sich Maxillar- und Labialpalpen in ihrem Aufbau entsprechen, wird die Palpenstruktur an drei charakteristischen Abschnitten des Maxillarpalpus (Spitze, Gelenk, basale Glieder) dargestellt (Abb. 27 - 31).

Die Gelenke zwischen den einzelnen Gliedern werden durch eine Verjüngung der distalen Segmente gebildet, die über eine Membran mit den proximalen Gliedern verbunden sind (Abb. 29,30). Diese Membran ist an den Innenseiten besonders ausgedehnt. An den Aussenseiten bildet die sklerotisierte Schaftcuticula zwei Gelenkköpfe, zwischen denen in einem membran-ähnlichen Bereich eine Gruppe von campaniformen Sensillen zu finden ist (vgl. Kap 4.1. und Abb. 52). Die Beweglichkeit der Glieder IV und V wird durch jeweils einen Muskel erreicht, der seinen Ursprung an der Wand des proximaleren Gliedes nimmt und über eine Sehne an der Basis des nächsten distalen Gliedes in der blau gefärbten Membran ansetzt (Abb. 30). Der Muskel von Glied III hat zwei Ursprungsstellen in Glied II und setzt ohne Sehne in der Membran zwischen Glied II und III an (Abb. 31). An den Basalgliedern setzen mehrere Muskeln an. Jeweils in dem Glied proximal des zugehörigen Muskels zweigt dessen efferenter Nerv aus dem Palpennerv ab.

Die Sinneszellen eines Haares aus dem Sensillenfeld der Palpenspitze liegen weit unterhalb der Epidermis jeweils in einem ge-

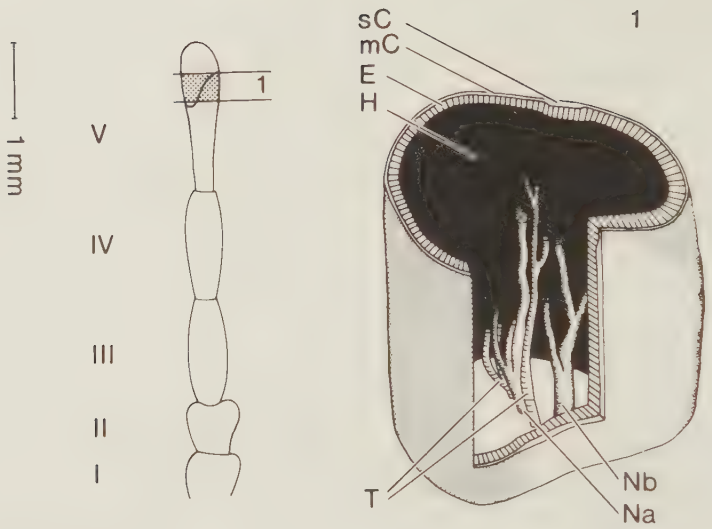


Abb. 27 Spitzenbereich des Maxillarpalpus

(Rekonstruktion nach LM-Serienschnitten)

I - V: Palpenglieder von proximal nach distal

Die Lage des rechts dargestellten Bereichs 1 ist im Palpenschema grob punktiert. (links = Ventralseite des Palpus)

Der Bereich des Sensillenfeldes ist in der rechts dargestellten Zeichnung dicht punktiert angegeben; im Innern sind die feinsten Verästelungen von Nerven und Tracheen sowie die Septen und Hämolymphstrukturen weggelassen.

E Epidermis, H Hämocöl, mC membranöse Cuticula, Na, Nb Nervenäste a und b, sC sklerotisierte Cuticula, T Tracheen

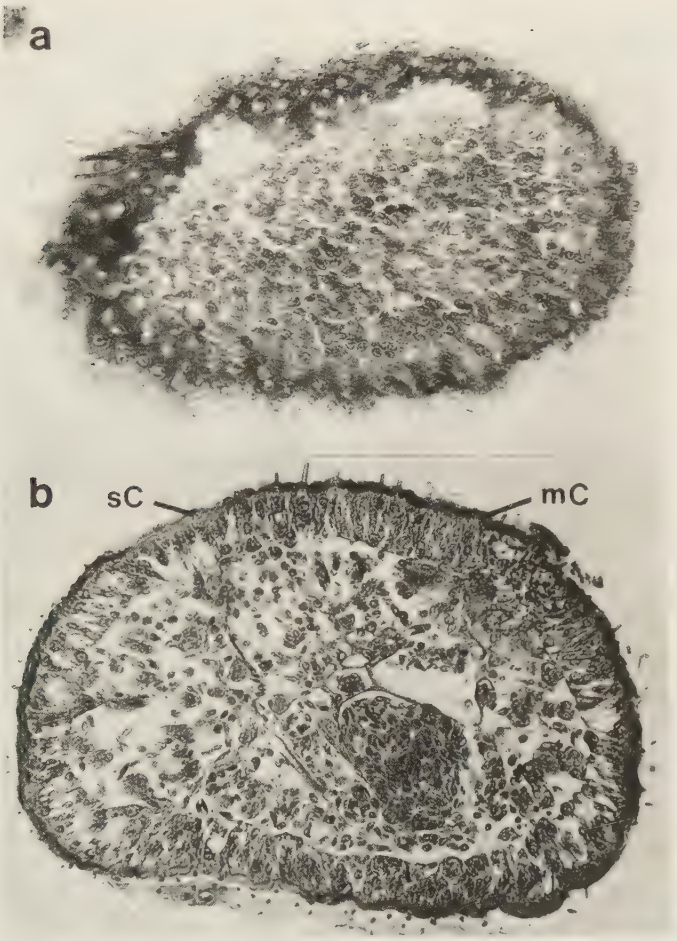


Abb. 28 Querschnitte durch die Spitzenregion des rechten Maxillarpalpus

(LM-Aufnahmen, Maßstab 10 µm, Azan-Färbung)

a) Ebene in der distalen Kappe

b) obere Grenze des Bereichs 1 (vgl. Abb. 27)

mC membranöse Cuticula (blau)
sC sklerotisierte Cuticula (gelb)

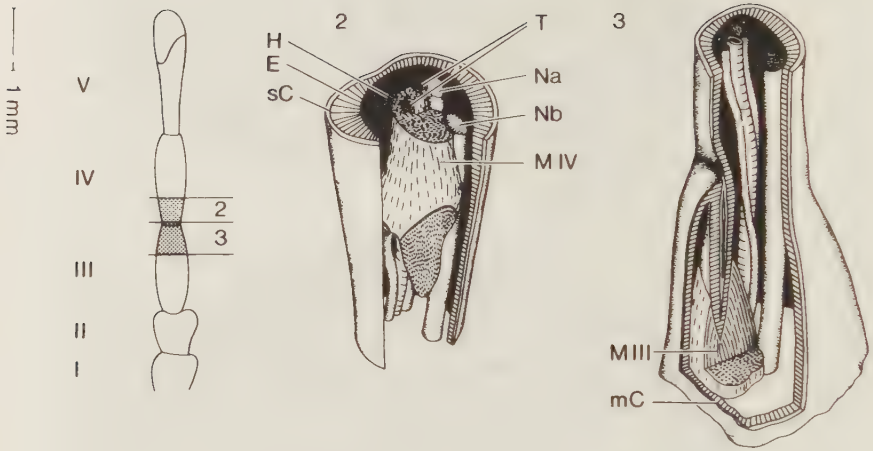


Abb. 29 Gelenk zwischen Glied III und IV des Maxillarpalpus

(Rekonstruktion nach LM-Serienschnitten)

Die Lage der rechts dargestellten Bereiche ist im Palpenschema, links, grob punktiert. (links = Ventralseite)

2 Ursprung von Muskel M IV

3 Sehne und Ansatz von Muskel M III

(vgl. auch Abb. 52, das in gleicher Weise aufgebaute Gelenk zwischen Glied IV und V)

E Epidermis, H Hämocöl, M IV Muskel in Glied IV, M III Muskel in Glied III, mC membranöse Cuticula, Na, Nb Ast des Maxillarpalpennerv a bzw. b, sC sklerotisierte Cuticula, T Tracheen

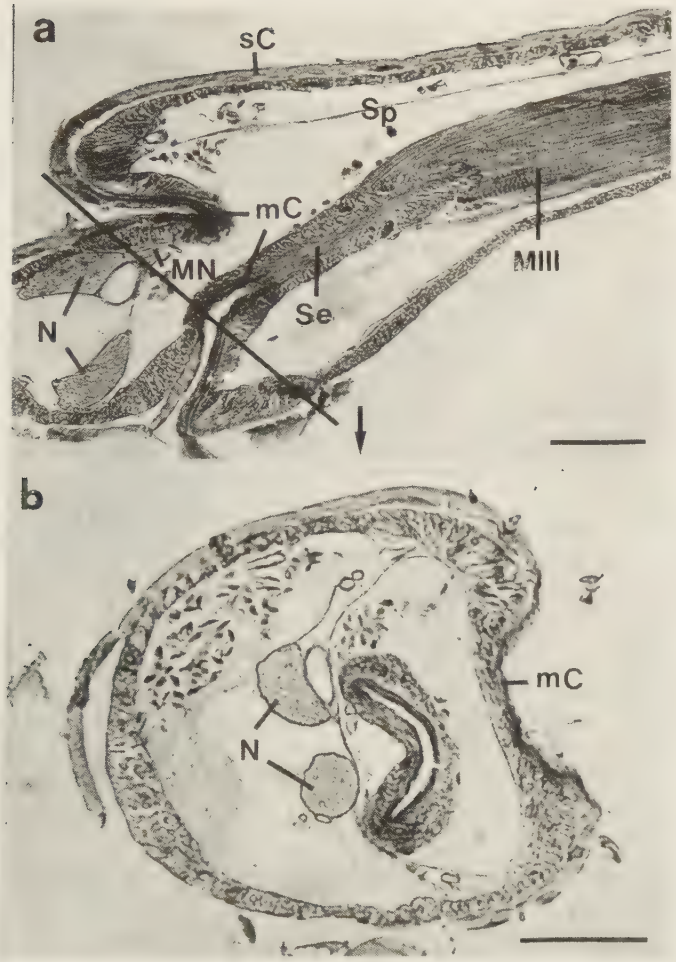


Abb. 30 Gelenk zwischen Glied III und IV des Maxillarpalpus

(LM-Aufnahmen, Maßstab 10 µm, Azan-Färbung)

a) Glied III (links) quer, Glied IV (rechts) längs getroffen

b) Invagination der Membran am proximalen Rand von Glied IV mit Ansatz der Sehne (anderes Präparat, ungefähre Schnittebene in a) angegeben)

E Epidermis, M III Muskel in Glied III, mC membranöse Cuticula, MN motorischer Nerv von Muskel M III, Se Sehne, Sp Septum, sC sklerotisierte Cuticula.

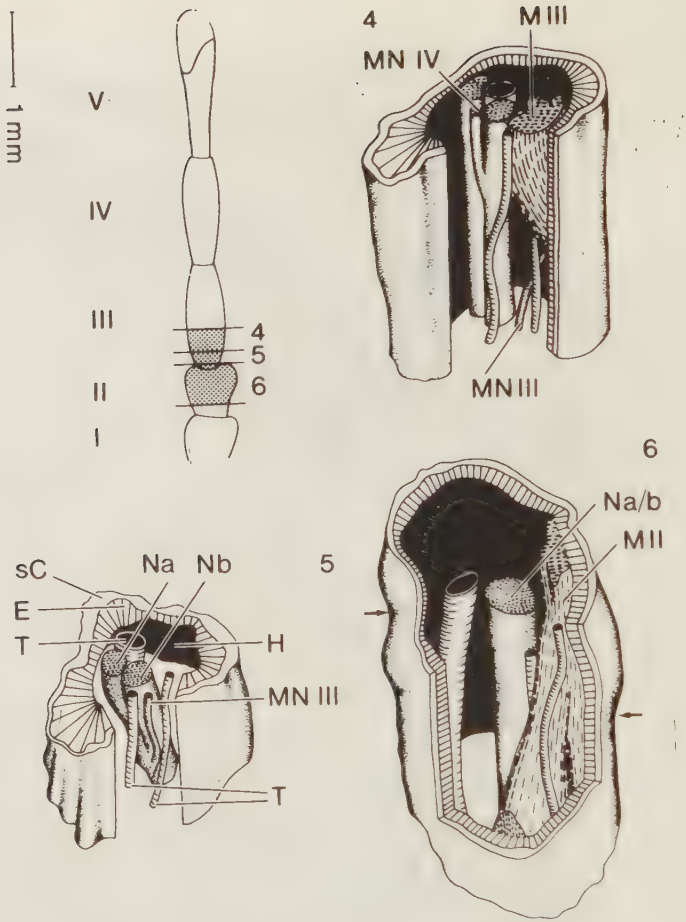


Abb. 31 Proximale Region des Maxillarpalpus

(Rekonstruktion nach LM-Serienschnitten)

Die Lagen der dargestellten Bereiche 4, 5 und 6 sind im Palpenschema grob punktiert. (links = Ventralseite)

4 Ursprung des Muskels M III und seines Nerven MN III, Abzweigung des motorischen Nerven M IV

5 Fusion der beiden Nervenäste a und b

6 Ansatz und Ursprung des Muskels M II, Pfeile: Gelenkzone

E Epidermis, H Hämocöl, M III Muskel in Glied III, M II Muskel in Glied II, MN IV motorischer Nerv von M IV, MN III motorischer Nerv von M III, MN II motorischer Nerv von M II, Na, Nb Nervenäste a und b. sC sklerotisierte Cuticula. T Tracheen.

meinsamen Hüllsäckchen (Abb. 24, 28). Die Axone aller Sinneszellen bilden innerhalb der Palpenspitze zwei gleich dicke Nervenstränge (Durchmesser je ca. 50 µm, Abb. 27). Im Übergangsbereich von Glied II und III vereinigen sie sich zu einem gemeinsamen Nerv (Abb. 31). In jeden Palpus führt ein Tracheenast, der sich im Bereich der Muskeln und zur Spitze hin immer mehr verzweigt und verjüngt. Der Hämolymphraum in den Palpengliedern wird durch längs verlaufende dünne Septen, die auch Nerven und Tracheen umschließen, in mindestens zwei Räume unterteilt.

2. Feinstruktur der Sensillen auf der Maxillarpalpenspitze

In den lichtmikroskopischen Aufnahmen sind Unterschiede in der Form, Länge und Dicke der Sinneshaare auf der Palpenspitze erkennbar (Abb. 24). Raster-elektronenmikroskopische Darstellungen dieser Haare ergeben weitere Unterschiede bezüglich der Oberflächenstruktur von Sockel und Haarwand (Abb. 32, 33). Im REM zeigten sich auf Maxillar - wie auf Labialpalpen 9 verschiedene Typen (A, B, C1, C2, D, E, F, G1, G2), von denen 8 (alle außer G1) auch in den TEM-Untersuchungen gefunden wurden (Tab. 14, Abb. 34).

Die Sinneshaare stehen auf der distalen Palpenkappe steil aufgerichtet. In den proximalen Bereichen sind sie meist zur Längsachse des Palpus geneigt (Ausnahmen Typ D, E). Alle Haarspitzen weisen distad. Die der Palpusoberfläche zugewandte Sensillenseite soll als Innenseite, die abgewandte als Außenseite benannt werden.

Alle Sinneshaare werden von bipolaren Sinneszellen innerviert, deren Dendriten die Dreiteilung in proximale, ciliare und distale Region aufweisen. Letztere wird nur von Neurotubuli durchzogen; Mitochondrien fehlen. Die Sinneszellen werden von den Hüllzellen H1, H2 und H3 umgeben (nach ihrer Funktion in der Entwicklung scheidenbildende = thecogene (STEINBRECHT & MÜLLER, 1976), trichogene und tormogene Zelle genannt). Diese sind über weite Bereiche untereinander und mit dem proximalen Dendritensegment über septierte Desmosomen verbunden (Abb. 35, 36). In der Sockelre-

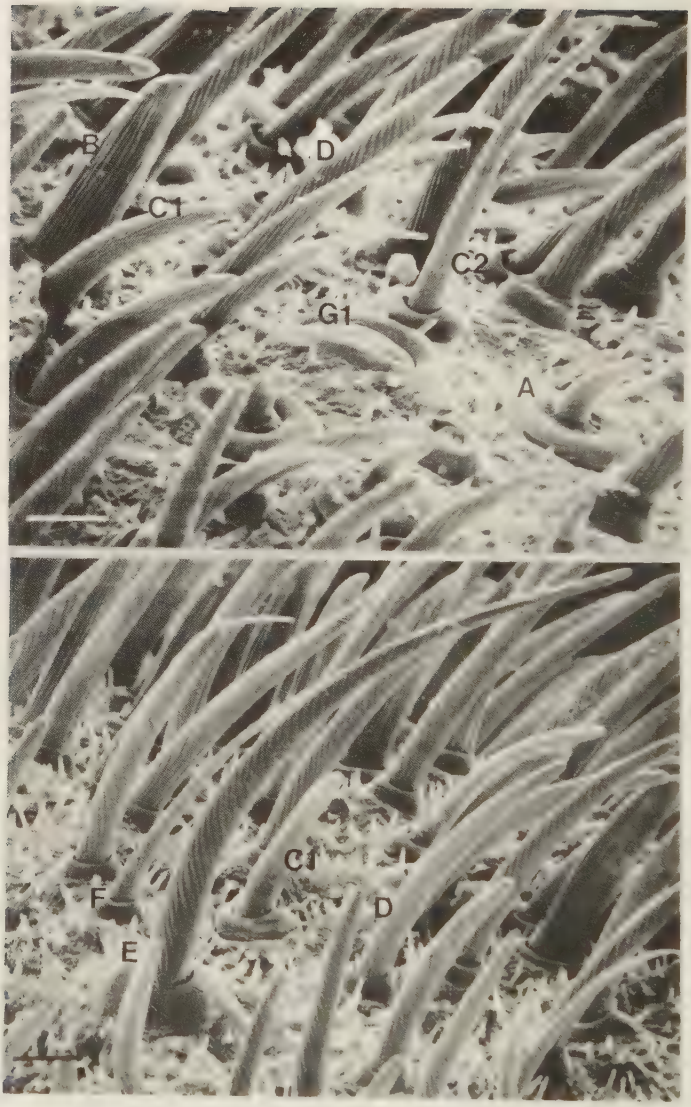


Abb. 32 Teilansicht des Sensillenfeldes auf der Spitze des Maxillarpalpus

(REM-Aufnahmen, Maßstab 5 µm)

Typ A, C1, C2 Sensillen mit Wandporen
Typ B, D , E Sensillen mit Spitzenporus
Typ F, G1, Sensillen ohne Poren

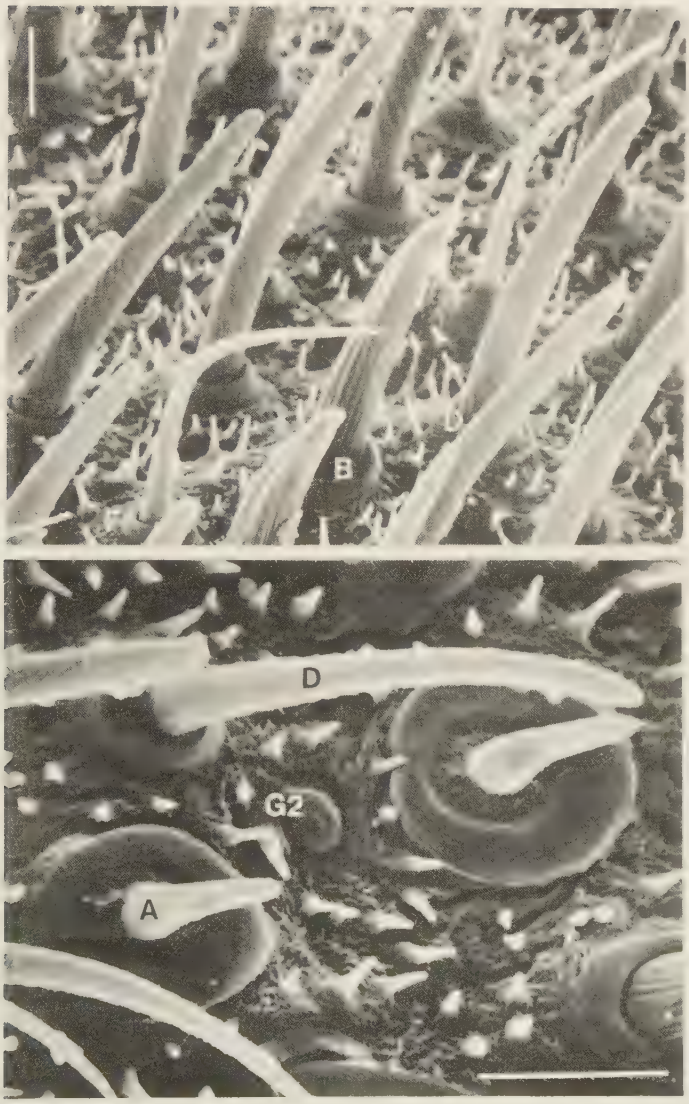


Abb. 33 Teilansicht des Sensillenfeldes auf der Spitze des Maxillarpalpus

(REM-Aufnahmen, Maßstab 5 µm)

Typ A Sensillen mit Wandporen
Typ B, D Sensillen mit Spitzenporus
Typ F, G2 Sensillen ohne Poren

Tab. 14: Strukturmerkmale der Sinneshaare auf der Maxillarpalpenspitze von G. bimaculatus

Typ	Schema	Basis Ø /um	Sockel Ø /um	Länge /um	Anzahl SZ[1]	Aufbau der Dendriten	Wanddicke /um	Porentyp
A		1,5	5 - 9	5 - 10	4	unverzweigt,(gelappt?) bis zur Spitze	2,3	Speichen-kanäle
C1		3	5	10 - 20	3	verzweigt , bis 20 Äste bis zur Spitze	0,2	Porentubuli
C2		2	6	20 - 30	1; 2	unverzweigt, bis zur Spitze	0,2	Porentubuli
B		4	5	10 - 20	12; 4	unverzweigt, bis zur Spitze	0,4	Spitzenporensystem
D		2,5	4	20 - 30	5; 9 (+1)	unverzweigt,5 bzw. 9 bis zur Spitze; (+1) bis Haarbasis, mit Tubularkörper	0,3	Spitzen-porus
E		3,5	12	40 - 80	5 (+1)	wie D	1,0	Spitzen-porus
F		1,5	4	15 - 30	1	unverzweigt, bis zur Spitze, mit Tub.körp.	0,5	ohne Poren
G1		10	-	-	?	wie G2 ?	-	ohne Poren (Kuppel)
G2		1 - 2	-	-	1	unverzweigt, mit Tubularkörper	-	ohne Poren (Kuppel)

[1] Die jeweils bei einem Haartyp vorkommenden Modifikationen in der Sinneszell-Anzahl sind durch ; getrennt. Bei den Typen D und E ist (+1) der akzessorische Dendrit.

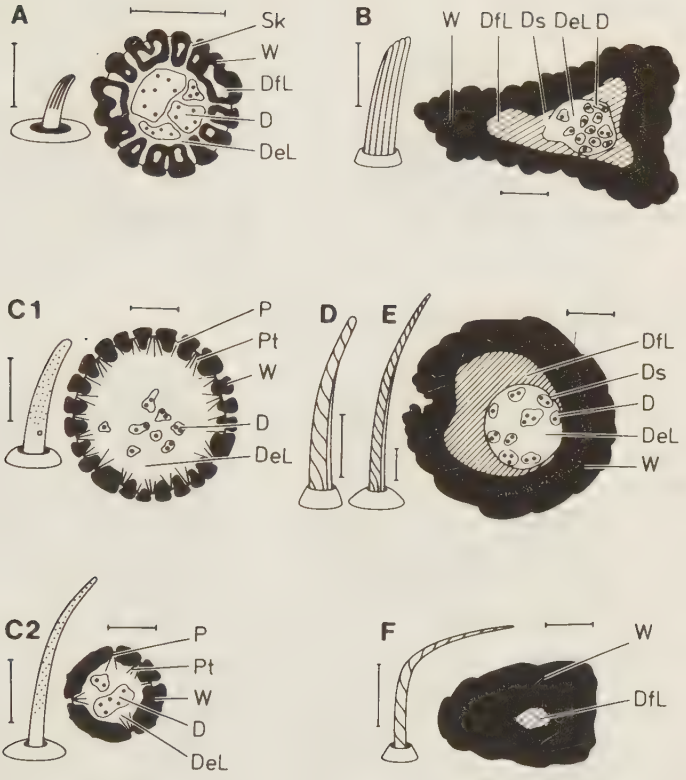


Abb. 34 Schematische Symbole und Querschnitte der Sensillentypen auf der Maxillarpalpenspitze

(nach REM- und TEM-Aufnahmen, Maßstab ⌊ 5 µm, ⟝ 10 µm)
Die Querschnitte zeigen die Haare etwa in mittlerer Höhe.

Typ A, C1, C2 Sensillen mit Wandporen

Typ B, D , E Sensillen mit Spitzenporus

Typ F Sensillum ohne Poren

D Dendrit, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendritfreier Liquorraum, DS Dendritenscheide, P Pore, Pt Porentubuli, Sk Speichenkanal, W Haarwand.

gion begrenzen die fingerartigen Fortsätze der tormogenen und trichogenen Zelle (Durchmesser ca. 50 nm) einen äußeren Liquorraum (Abb. 36, 37, 41, 43). In Höhe der Ciliarstrukturen wird ein innerer Liquorraum von der thecogenen Zelle umfaßt (Abb. 35, 36, 37, 40). Die jeweils charakteristischen Merkmale der Oberflächen- und Feinstruktur werden im folgenden für jeden Typ getrennt besprochen. Im Anschluß sollen ihre extrazellulären Liquorräume und ihr Sockelaufbau verglichen werden.

2.1. Sensillen mit Wandporen: Typ A, C1, C2

Typ A (Abb. 35) ist ein stumpfes, leicht gebogenes Sensillum mit auffallend großem, flachem Tellersockel, in dem feine Speichen erkennbar sind (Abb. 35 a). Der distale Haarabschnitt ist nach außen längs gerillt. Es ist an der Basis ein doppelwandiges Sensillum, wo innere und äußere Haarwand noch nicht durchbrochen sind. Weiter distal bilden beide ein Röhrensystem, das an der Spitze blind endet. Im Inneren des Röhrensystems wird der dendrit-freie Liquorraum eingeschlossen. Durch das Röhrensystem hindurch bilden radiale Speichenkanäle die Verbindung des dendrit-enthaltenden Liquorraums nach außen.

4 Dendriten mit kleinen Seitenverzweigungen (Abb. 35 c, Pfeil) füllen den dendrit-enthaltenden Liquorraum fast völlig aus. Sie sind von einem osmiophilen Material umgeben, dessen elektronendichte Grenze von der mäßig dichten Füllung der Speichenkanäle zu unterscheiden ist (Abb. 35 b, Pfeil). Die 4 Dendriten, von denen jeder zu einer Sinneszelle gehört, sind bis zum Haar von einer elektronendichten, homogenen Dendritenscheide umgeben.

Typ C1 (Abb. 36) ist ein stumpfes, leicht gebogenes Sensillum mit weitem Sockel. Seine zahlreichen Wandporen sind mit Bündeln von jeweils etwa 5 Porentubuli besetzt. Es hat immer 3 Sinneszellen, deren Ausläufer sich im Haar verzweigen (bis zu 20 Ästen). Die Dendritenscheide reicht bis kurz unter das Haar und ist distal unterbrochen. In dieser Höhe ist in der noch nicht porösen Haarwand ein Häutungsporus zu erkennen (vgl. Abb. 36 a,

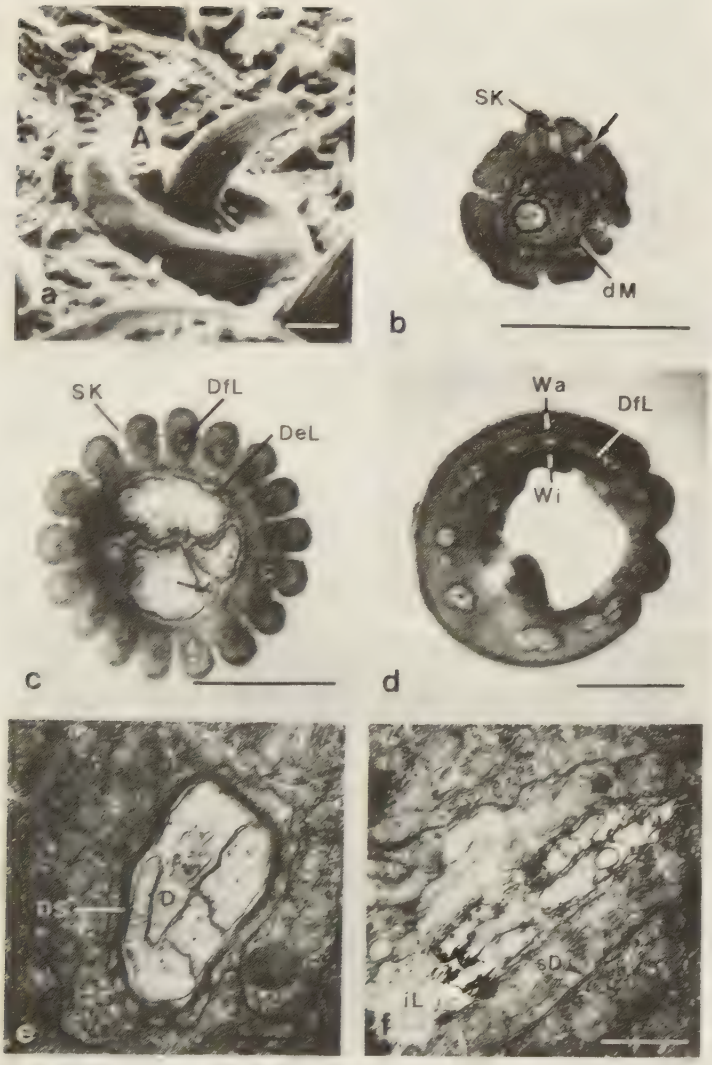


Abb. 35 Feinstruktur des Sensillums Typ A mit Wandporen

a) REM-Aufnahme, Maßstab 2 µm

b - f) TEM-Aufnahmen, Quer- bzw. Schrägschnitte, Maßstab 0,5 µm

b) distaler, c) mittlerer, d) proximaler Teil des Haares
e) Bereich unter der Cuticula, f) Bereich des inneren Liquorraumes

D Dendrit, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendritfreier Liquorraum, dM elektronendichtes Material, DS Dendritenscheide, iL innerer Liquorraum, sD septierte Desmosomen, SK Speichenkanal, Wa, Wi äußere, innere Haarwand

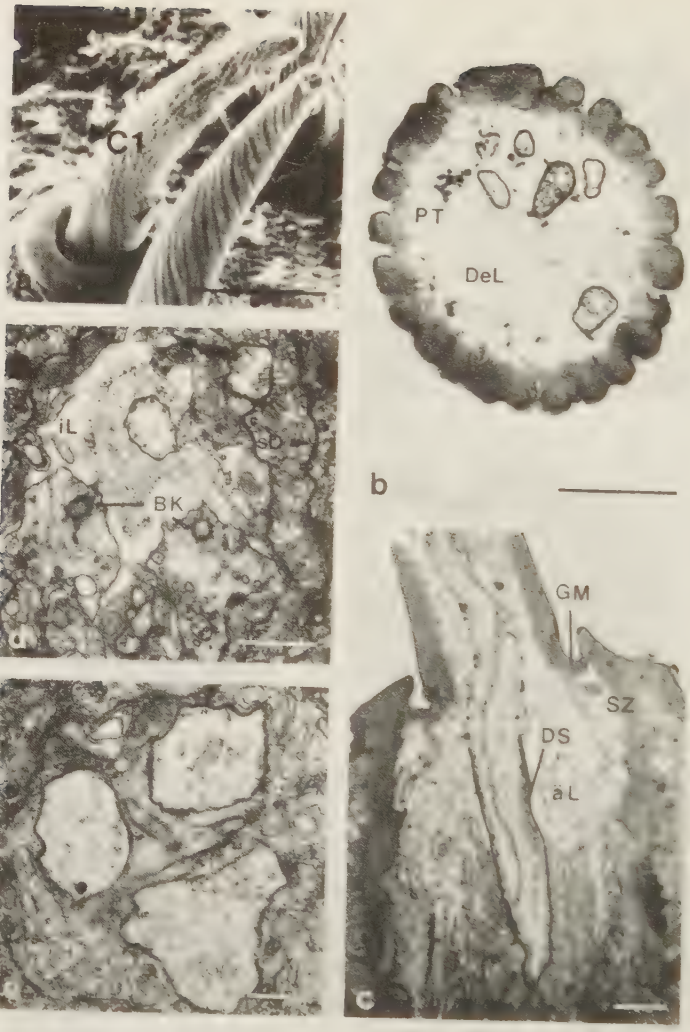


Abb. 36 Feinstruktur des Sensillums Typ C1 mit Wandporen

a) REM-Aufnahme, Maßstab 2 µm, (Pfeil: Häutungsporus)

b, d, e) TEM-Aufnahmen, Querschnitte, Maßstab 0,5 µm
b) Haar, d) Ciliarregion, e) proximale Dendritenregion

c) TEM-Aufnahme, Längsschnitt in der Sockelregion, Maßstab 0,5 µm

äL äusserer Liquorraum, BK Basalkörper, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DS Dendritenscheide, GM Gelenkmembran, iL innerer Liquorraum, PT Porentubuli, sD septierte Desmosomen, SZ Sockelzylinder

Pfeil).

Typ C2 (Abb. 37) ist schlank, gerade und spitzer als C1. Sein Sockelwulst ist flacher und die Zahl der Wandporen mit Porentubuli geringer als bei C1. Es wurden Haare mit 1 oder 2 unverzweigten Sinneszellen gefunden. Von den beiden Dendriten ist immer einer deutlich dicker (0,5 gegenüber 0,2 µm). Ihre Scheide umgibt sie im Bereich unterhalb der Cuticula nahezu einzeln und setzt sich mit Ausläufern wie bei C1 bis in den noch nicht porösen Teil des Haares fort.

2.2. Sensillen mit Spitzenporus

Im Unterschied zu den bisher genannten Sensillen ist die Haarwand der Typen B, D und E nicht durchbrochen. Die Haare besitzen nur an der Spitze eine Öffnung.

2.2.1. Typ B und sein Spitzenporensystem

Typ B (Abb. 38) ist gedrungen, mit stark ausgeprägter Kannelur der Haarwand und einer papillenartigen, stumpfen Spitze mit einem Schlitz an der Außenseite. Der niedrige Sockel liegt eng an. Typ B besitzt in 75% der Fälle (von n=25) 12 unverzweigte Sinneszellen, manchmal auch 8 bis 11 (17%) selten nur 4 (8%). Die Dendritenscheide trennt einen mit elektronendichtem, fädigem Material gefüllten dendrit-freien Liquorraum von einem meist optisch leeren dendrit-enthaltenden Liquorraum ab. Im Sockelbereich ist letzterer mit einem osmiophilen, flockigen Material gefüllt. Die Scheide lehnt der nach außen gerichteten, innen manchmal verdickten Wand des Haares an, ist jedoch nicht fest mit dieser verbunden. Unterhalb der Cuticula weist die Scheide leistenartige Einstülpungen in den dendrit-enthaltenden Raum auf.

Die Besonderheit dieses Typs liegt in der komplizierten Struktur des Spitzenporensystems (Abb. 39). Distal verschwindet der den-

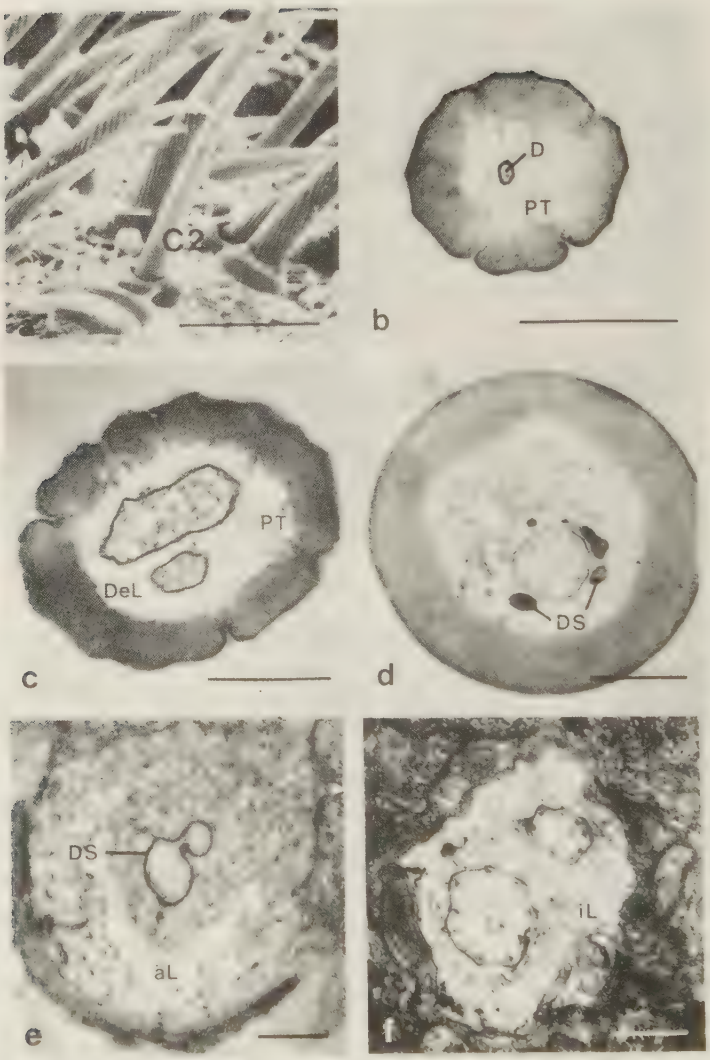


Abb. 37 Feinstruktur des Sensillums Typ C2 mit Wandporen

a) REM-Aufnahme, Maßstab 10 µm

b - f) TEM-Aufnahmen, Querschnitte, Maßstab 0,5 µm

b) distaler, c) mittlerer, d) proximaler Teil des Haares, e) Sockelregion, f) Ciliarregion

äL äußerer Liquorraum, D Dendrit, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DS Dendritenscheide, iL innerer Liquorraum, PT Porentubuli

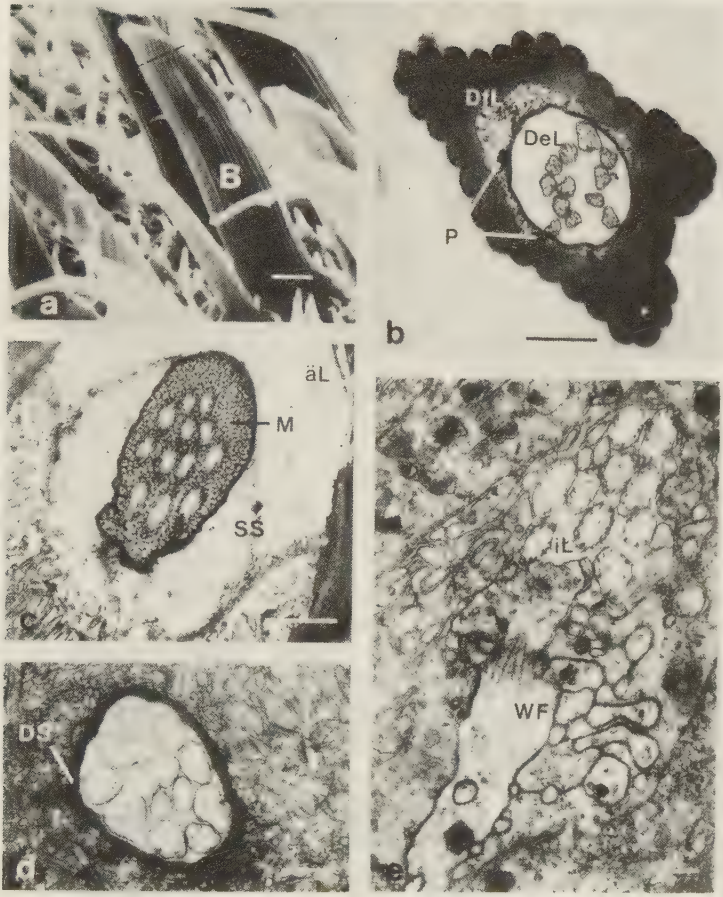


Abb. 38 Feinstruktur des Sensillums Typ B mit Spitzenporensystem

a) REM-Aufnahme, Maßstab 2 µm

b - f) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm

b) Haar mit 12 Dendriten, quer, c) Sockelregion, schräg, d) Region unterhalb der Cuticula, quer, e) Ciliarregion, schräg

äL äusserer Liquorraum, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, DS Dendritenscheide, M flockiges Material, P elektronendichte Partikel, SS Sockelseptum, WF Wurzelfasern

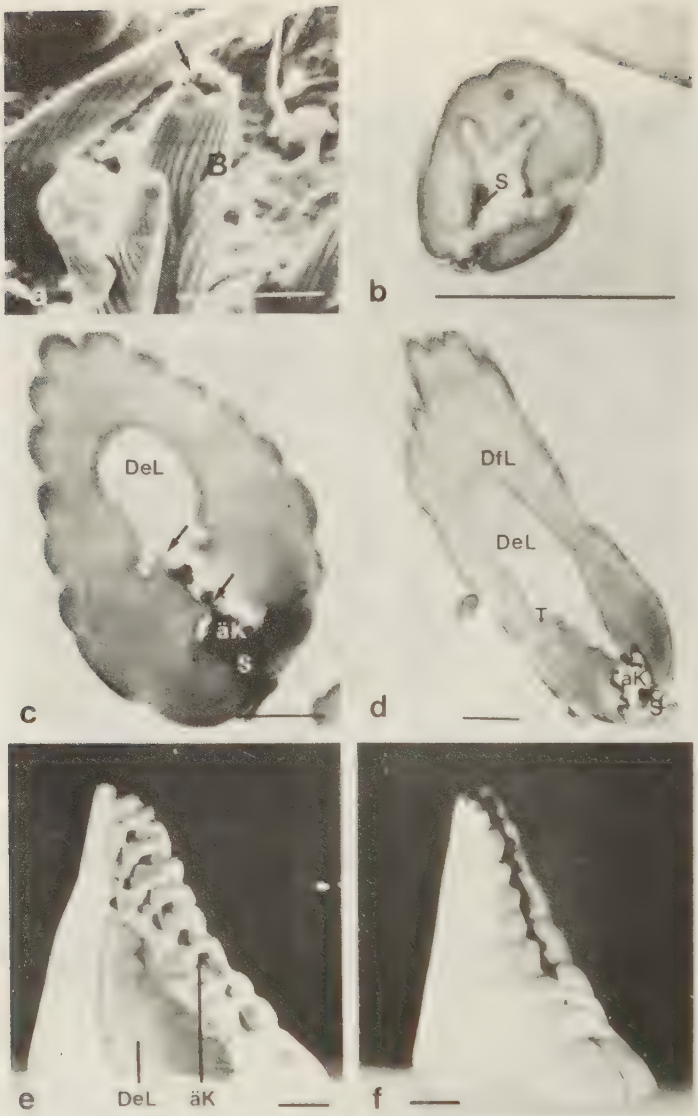


Abb. 39 Spitzenporensystem von Sensillum Typ B

a) REM-Aufnahme, Maßstab 2 µm,
geöffnete Sensillenspitze (Artefakt), siehe Pfeil

b - d) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm, Querschnitte
b) distale Öffnung, c) distale , d) proximale Region des Spitzenporensystems (Pfeile: cuticulare Vorsprünge)

e, f) Modell der Sensillenspitze, Maßstab 0,5 µm
e) aufgeklappte Spitze, f) Gesamtansicht (vgl. Abb. 38 a)

äK äusserer Kanal, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, S "viskose" Substanz, T tubuläre Strukturen

drit-freie Liquorraum, da die Scheide mit der Haarwand fusioniert. In dieser Höhe enden die Dendriten. Der von außen sichtbare Schlitz führt in einen äußeren Kanal, der von dunklem kontrastiertem Cuticulamaterial umgeben sein kann. Zwischen dieser dunkleren Cuticula und der übrigen Haarwand können manchmal Bündel von tubulären Strukturen gefunden werden. Der dendrit-enthaltende Liquorraum ist über eine durch zapfenartige Vorsprünge sehr schmale Schleuse mit dem äußeren Kanal verbunden. Im äußeren Kanal, im dendrit-enthaltenden Liquorraum, vereinzelt auch im dendrit-freien sind osmiophile Partikel zu finden ("viskose" Substanz, STÜRCKOW et al., 1967).

2.2.2. Typ D, E und der Aufbau des Sockelbereichs

Typ D, E (Abb. 40, 43) sind äußerlich sehr ähnlich, aber von unterschiedlicher Größe. Sie stehen auf dem gesamten Sensillenfeld steil zur Oberfläche aufgerichtet. Beide sind kräftige, stumpfe leicht gebogene Haare mit außen schräg gerillter Wand und gut ausgebildetem, engem Sockelwulst. Die Schrägrillen bilden an der Innenseite eine tiefe Längsfurche, an der Außenseite ein fischgrätartiges Muster. An der Spitze bleibt eine einfache, mit osmiophiler Substanz gefüllte Öffnung (Durchmesser 0,3 /um) frei. Die Dendritenscheide kleidet das Haar distal völlig aus. Proximal bleibt sie asymmetrisch an der nach außen gerichteten Seite des Haares angelehnt.

Der kleine Typ D enthält im Haar 5 oder 9 unverzweigte Dendriten (Auftreten etwa gleich häufig), der große Typ E immer nur 5. In der Sockelregion endet bei D und E außerdem ein "akzessorischer" Dendrit (HANSEN & HEUMANN, 1971) mit Tubularkörper (THURM, 1964) ohne erkennbare Aufhängung oder Befestigung (Abb. 41, 42). In einigen Fällen trägt er einen optisch leeren, blasenartigen Fortsatz. Er reicht bei den etwa 60 über mehrere Schnittebenen individuell verfolgten Sensillen in keinem Fall in das Haar hinein. In der Sockelregion ist er mit den übrigen Sinnesausläufern in ein flockiges, osmiophiles Material eingebettet. Auch unterhalb des Tubularkörpers ist sein Durchmesser noch größer als der der übrigen Dendriten (0,4 /um gegenüber 0,1 /um).

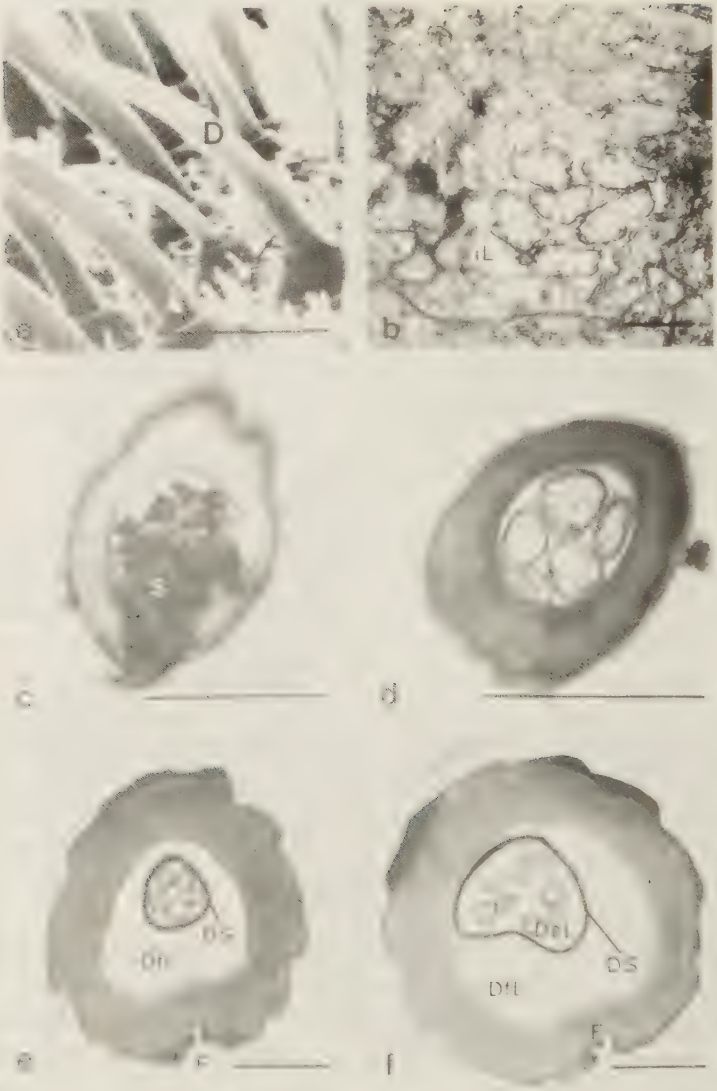


Abb. 40 Feinstruktur des Sensillums Typ D mit Spitzenporus

a) REM-Aufnahme, Maßstab 5 µm
Pfeil: Längsfurche an der Innenseite des Haares

b - f) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm, Querschnitte

Von Typ D gibt es zwei Formen: Typ D (5+1) und D (9+1)
b) Ciliarregion mit (5+1) Dendriten, c) Spitzenporus mit elektronendichter Substanz, d) Spitzenregion mit Beginn der 5 Dendriten, e) Haar mit 5, f) Haar mit 9 Dendriten

DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, DS Dendritenscheide, F Längsfurche am Haar, iL innerer Liquorraum, S elektronendichte "viskose" Substanz

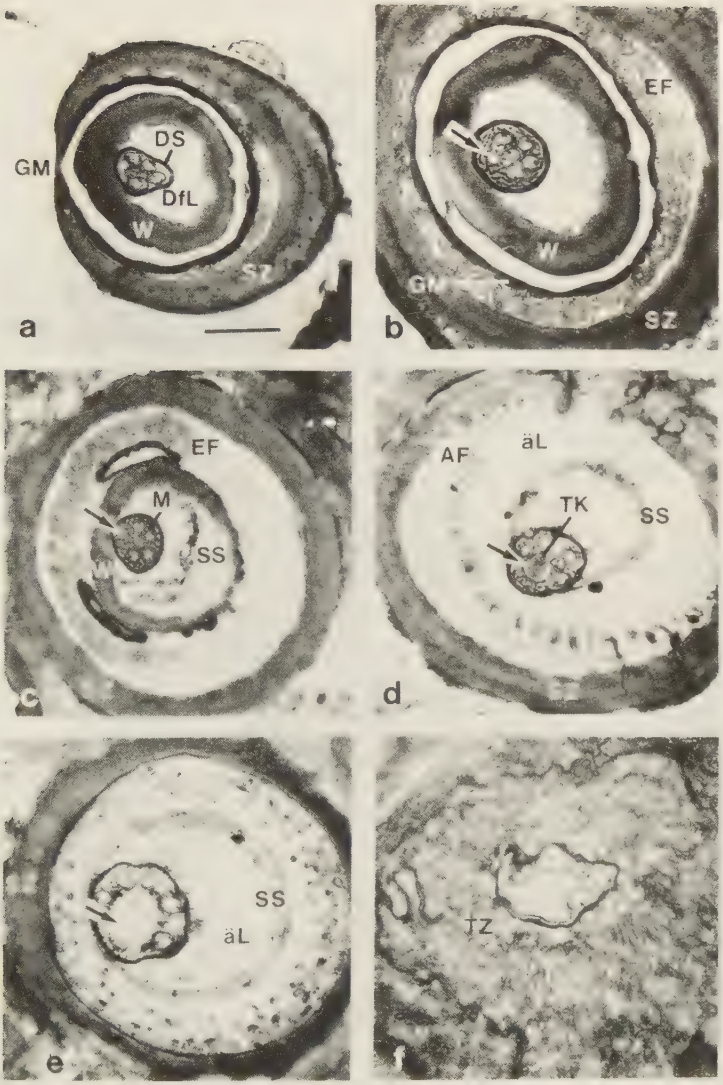


Abb. 41 Feinstruktur der Sockelregion von Sensillum Typ D mit dem akzessorischen Dendriten

a - f) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm,
Beispiele aus einer Querschnittserie durch die Sockelregion im Abstand 1 / 0,65 / 0,65 / 0,65 / 2 µm von außen nach innen (Pfeile: akzessorischer Dendrit mit Tubularkörper)

AF Aufhängefaser, äL äußerer Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, EF Epicuticula-Filamente, GM Gelenkmembran, M elektronendichtes, flockiges Material, SS Sockelseptum, SZ Sockelzylinder, TZ tormogene Zelle, W Haarwand

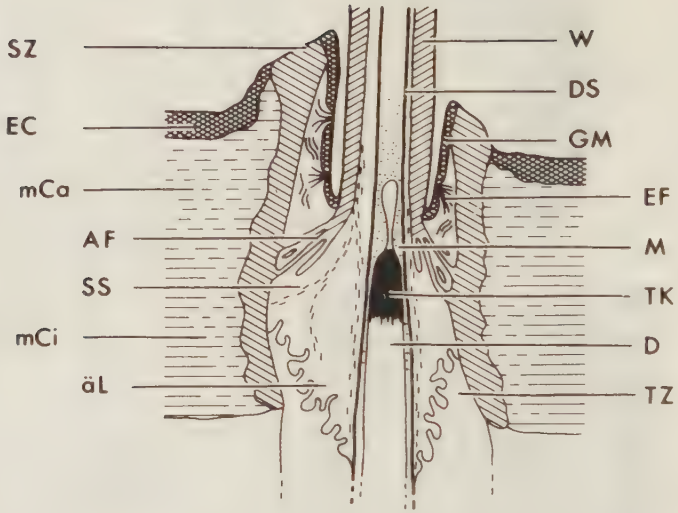


Abb. 42 Aufbau der Sockelregion von Sensillum Typ D

(Rekonstruktion nach einer TEM-Schnittserie, vgl. Abb. 41)

Die optische Schnittebene liegt in der Symmetrieachse des Haares (links die Furche im Haar). Von den (5+1) Dendriten ist nur der akzessorische Dendrit mit Tubularkörper eingezeichnet.

AF Aufhängefasern, äL äusserer Liquorraum, D Dendrit, DS Dendritenscheide, EC Epicuticula, EF Epicuticula-Filamente, GM Gelenkmembran, M flockiges Material, mCa, mCi membranöse Cuticula, außen bzw. innen, SS Sockelseptum, SZ Sockelzylinder, TK Tubularkörper, TZ tormogene Zelle, W Haarwand

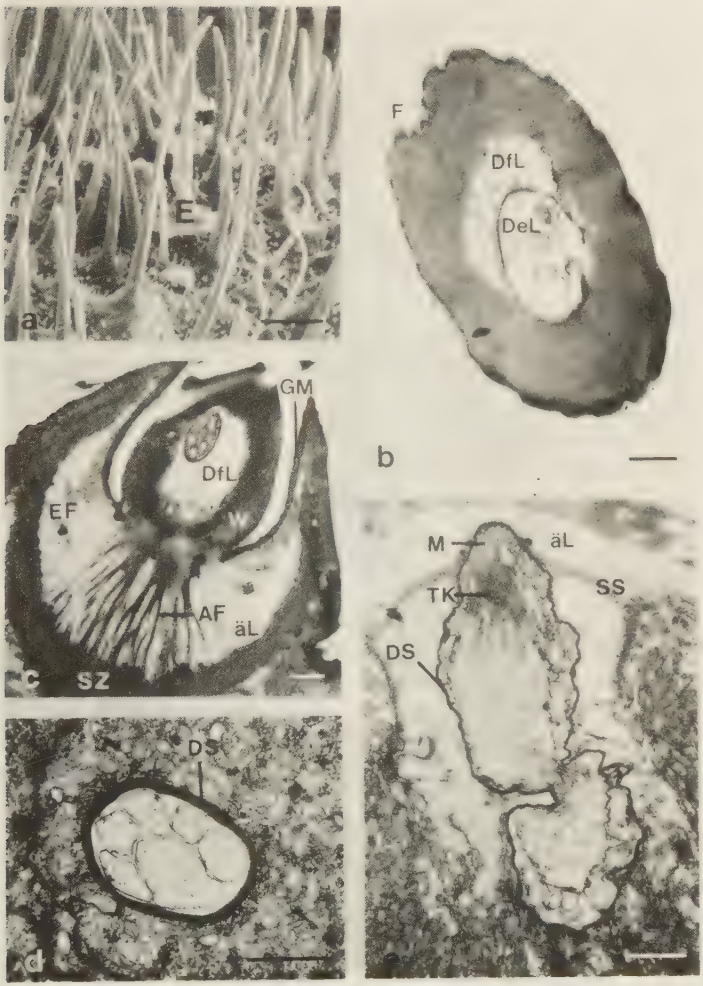


Abb. 43 Feinstruktur des Sensillums Typ E mit Spitzenporus

a) REM-Aufnahme, Maßstab 10 µm

b - e) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm

b) Querschnitt durch das Haar mit 5 Dendriten, c) Schrägschnitt durch die Sockelregion, d) Querschnitt durch die Region unterhalb der Cuticula, e) Längsschnitt durch den akzessorischen Dendriten in Bereich des Tubularkörpers

AF Aufhängefasern, äL äusserer Liquorraum, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, DS Dendritenscheide, EF Epicuticula-Filamente, F Längsfurche am Haar, GM Gelenkmembran, M flockiges Materiai, SS Sockelseptum, SZ Sockelzylinder, TK Tubularkörper, W Haarwand

Der nach außen sichtbare Sockelwulst ist an der Innenseite der Haare höher als an der Außenseite. Er setzt sich durch die gesamte Dicke der Cuticula als Sockelzylinder fort (vgl. rote Becher, Abb. 24). Er ist mit dem unteren Rand des Haares über Aufhängefasern verbunden. Die Epicuticula bildet eine Gelenkmembran, die an zahlreichen Stellen, zumindest in ihrer inneren Schicht, von Epicuticula-Filamenten (FILSHIE, 1970) durchzogen wird (vgl. Abb. 26 d). Das faserige Netz des Sockelseptums beginnt im Haar und führt die Scheide abwärts bis in den Bereich der Hüllzellen. Es hat außerdem mit dem Sockelzylinder Verbindung. (Zur Nomenklatur der Sockelelemente vgl. GAFFAL et al., 1975; GAFFAL, 1976 a, b).

2.3. Sensillen ohne Poren: Typ F, G1, G2

Typ F (Abb. 44) ist spitz und leicht gebogen. Er besitzt einen Sockelwulst und eine geschlossene Haarwand mit den für Typ D und E beschriebenen Schrägrillen. Auf der oberen Palpenkappe ist dieses Haar dünn und auf halber Länge fast rechtwinklig abgebogen. Zum Rand des Sensillenfeldes hin wird es kräftiger und mehr zipfelförmig. Eine Abgrenzung der beiden Formen in zwei Typen ist jedoch nicht sinnvoll, da ihr Übergang schrittweise erfolgt.

Typ F besitzt nur eine Sinneszelle, deren Dendrit im proximalen Teil des Haares mit einem Tubularkörper im distal verdickten Außensegment endet. Oberhalb des Tubularkörpers nimmt der Durchmesser des Dendriten und seiner ihn umgebenden Scheide stark ab. Beide zusammen ziehen weit in die massive Haarwand ein (Häutungskanal). Der dendrit-freie Liquorraum im Haar ist mit fädigem, weniger elektronendichtem Material gefüllt.

Typ G1 entspricht dem Bild eines campaniformen Sensillums mit ovaler Cuticulaplatte und ausgeprägtem Randwulst. In der Mitte der Kuppel ist ein Häutungsporus erkennbar. Dieser Typ ist sehr selten und wurde in den TEM-Studien nicht gefunden.

Typ G2 (Abb. 45) ist ebenfalls kuppelförmig, allerdings halbku-

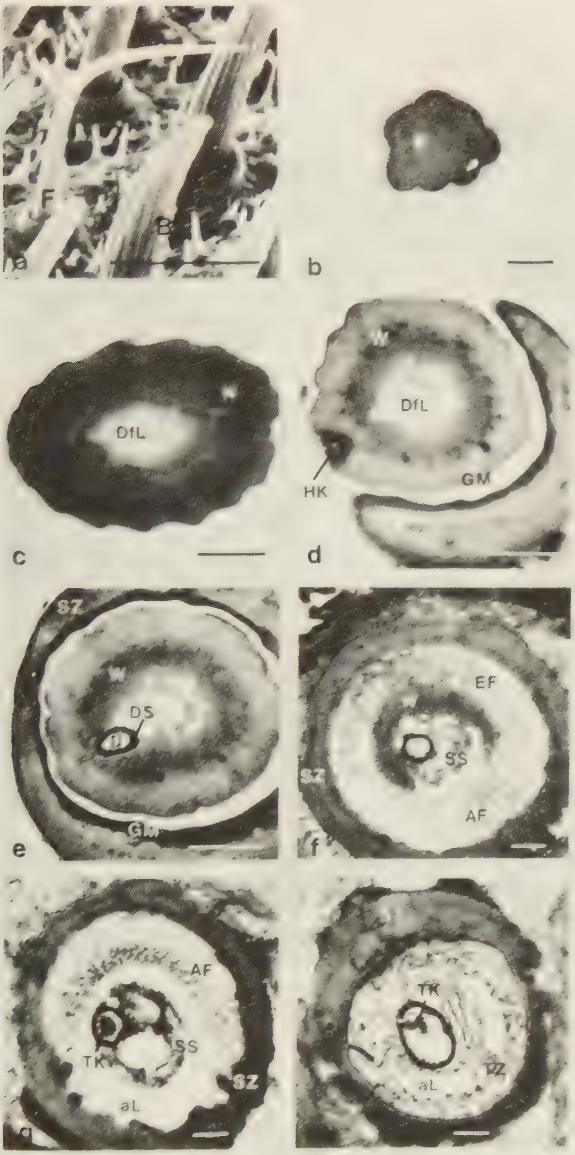


Abb. 44 Feinstruktur des Sensillums Typ F ohne Poren

a) REM-Aufnahme, Maßstab 10 µm

b) TEM-Aufnahme, Maßstab 0,1 µm, Querschnitt durch die Spitzenregion des Haares

c - h) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm, Querschnitte
c) Haar, d, e) Häutungskanal im proximalen Haarbereich, f, g, h) Sockelregion mit Beginn des Dendriten

AF Aufhängefaser, äL äusserer Liquorraum, D Dendrit, DfL dendrit- freier Liquorraum, DS Dendritenscheide, EF Epicuticula-Filamente, GM Gelenkmembran, HK Häutungskanal, SS Sockelseptum, SZ Sockelzylinder, TK Tubularkörper, W Haarwand

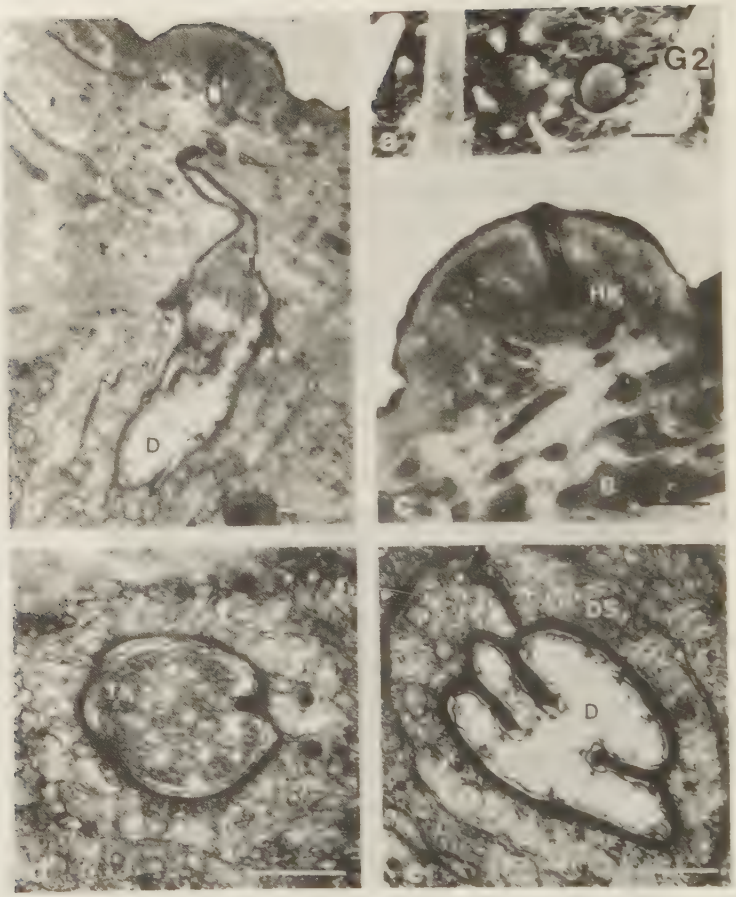


Abb. 45 Feinstruktur des Kuppelsensillums G2 ohne Poren

a) REM-Aufnahme, Maßstab 2 µm

b - e) TEM-Aufnahmen, Maßstab 0,5 µm

b) Lage des Tubularkörpers an der Grenze zwischen Cuticula und Epidermis, längs, c) Kuppel mit Häutungskanal, längs, d) Tubularkörper des Dendriten, quer, e) Dendrit unterhalb des Tubularkörpers mit Einstülpungen der Dendritenscheide, quer

B "Balken" in der membranösen Cuticula, D Dendrit, DS Dendritenscheide, HK Häutungskanal, TK Tubularkörper,

gelartiger und kleiner als G1. Ihm fehlt der Randwulst. Er wird von einer Sinneszelle innerviert, deren distale Region eine Verdickung mit einem Tubularkörper in Höhe der unteren Cuticula besitzt. Die umhüllende Dendritenscheide zeigt zusammen mit einem dendritischen Ausläufer in der Kuppel den nach außen führenden Häutungskanal an. Unterhalb des Tubularkörpers ist die Scheide entweder kreisrund oder unregelmäßig mit leistenartigen Einstülpungen, die dem Dendriten eine entsprechende Form aufzwingen. Ein äußerer Liquorraum fehlt. Die schlauchartigen Ausläufer der Hüllzellen liegen dicht gepackt um den Sinnesfortsatz. Die Bündel der Cuticulafasern ("Balken") sind in der Umgebung des Typs G2 besonders zahlreich und füllen den Raum unter der nach außen vorstehenden Kuppel. Diese selbst scheint von der Epicuticula gebildet, die zwischen tief geschwärzter äußerer und mäßig dunkler innerer eine helle Mittelschicht aufweist.

2.4. Vergleich der extrazellulären Liquorräume

Aus der speziellen Lage der Dendritenscheide in den einzelnen Sinneshaartypen ergeben sich verschiedene Bautypen in bezug auf die Liquorräume und ihre Verbindungen (Abb. 46). Der dendritfreie Liquorraum steht mit dem inneren Liquorraum über einen engen Spalt zwischen den Dendriten und der Scheide bzw. der thecogenen Zelle in Verbindung. Bei den Sensillen mit Porentubuli Typ C1 und C2 endet die Scheide offen im proximalen Haar. Daher geht der dendrit-enthaltende Liquorraum auch in den äußeren Liquorraum über. In allen anderen Haartypen trennt die Scheide (bei Typ A distal auch die innere Haarwand) einen dendrit-freien Liquorraum ab, der in den äußeren Liquorraum führt. Ob die elektronen-optisch sichtbare Trennung der Liquorräume einer chemischen Trennung entspricht, hängt von den noch unbekannten Eigenschaften der Dendritenscheide ab.

Bei Typ F fehlt eine Öffnung des dendrit-enthaltenden Liquorraumes nach außen (Abb. 46, 5). Der Kontakt zum Außenmedium ist allerdings auch bei den übrigen Haaren nur über bestimmte, wohl reizleitende Strukturen ermöglicht (Abb. 46): Sekret-gefüllte

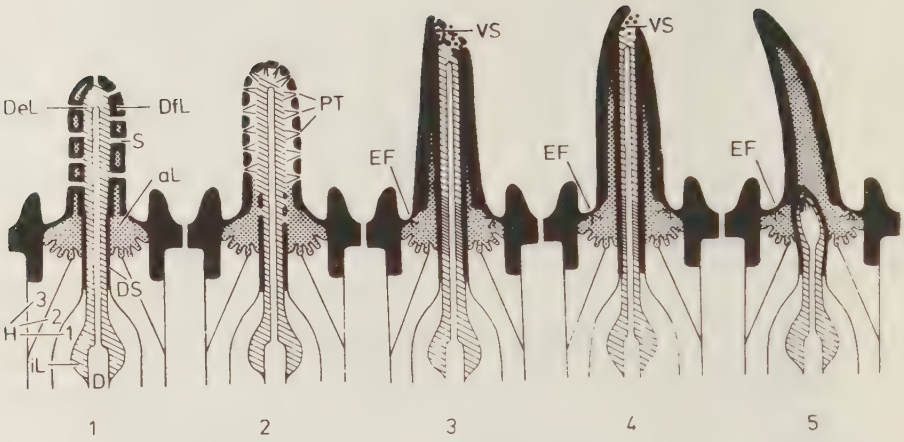


Abb. 46 Vergleich der extrazellulären Liquorräume und ihrer Verbindungen

idealisierte Längsschnitt-Schemata

1 Sensillum mit "Sekret"-gefüllten Speichenkanälen (Typ A)

2 Sensillum mit Porentubuli (Typ C1, C2)

3 Sensillum mit "viskoser" Substanz im Spitzenporensystem (Typ B)

4 Sensillum mit "viskoser" Substanz im Spitzenporus (Typ D, E)

5 Sensillum ohne Poren (Typ F)

äK äusserer Kanal, äL äusserer Liquorraum, D Dendrit, DeL dendrit-enthaltender Liquorraum, DfL dendrit-freier Liquorraum, DS Dendritenscheide, EF Epicuticula-Filamente, H1, H2, H3 Hüllzellen, iL innerer Liquorraum, M elektronendichtes, fädiges Material, PT Porentubuli, S "Sekret" in den Speichenkanälen, SK Speichenkanäle, VS "viskose" Substanz

Poren in den Speichenkanälen von Typ A (1); Porentubuli in den Wandporen von Typ C1 und C2 (2); osmiophile, viskose Substanz in den Spitzenporen von Typ D und E (4) bzw. bei Typ B mit einem zusätzlichen Spitzenporensystem (3).

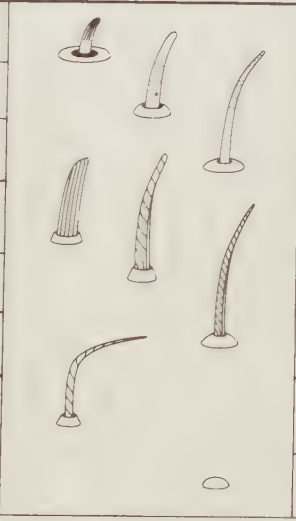
2.5. Vergleich der Sockelstrukturen

Um die Frage nach der Modalitätsspezifität bestimmter Strukturen des Sockels bzw. nach einer allgemeinen Anpassung an die weiche Spitzencuticula beantworten zu können, sind in Tab. 15 die schon bei Typ D und E beschriebenen Sockelelemente für alle Sensillentypen im Vergleich zusammengestellt (Abb. 47). Dabei wird auch der Tubularkörper und das flockige Material im Inneren der Dendritenscheide einbezogen.

Alle Sensillen haben den Sockelzylinder und die Aufhängefasern als Verbindung zum Haar. Außerdem scheint die epicuticulare Verbindung zwischen Sockelwulst und distalem Haarschaft eine universale Bildung zu sein, d.h., daß alle Sensillen eine Gelenkmembran besitzen. Sie ist bei den verschiedenen Typen aber unterschiedlich dick (Typ A, B: 0,2 µm, Typ C1, E: 0,15 µm, Typ C2, F: 0,1 µm)und wird nicht überall von den Epicuticula-Filamenten durchzogen. Diese sind besonders zahlreich bei den Typen D, E und F, aber auch bei Typ B. Sie ließen sich vereinzelt auch im äußeren Liquorraum von Typ A nachweisen, wo eine Verbindung zur Epicuticula jedoch nicht feststellbar war. Den porösen Typen C1 und C2 fehlen sie mit Sicherheit. Wenn auch aufgrund des elektronen-optischen Bildes nicht auf die mechanischen Eigenschaften der Strukturen geschlossen werden kann, läßt sich nach dem sehr ähnlichen Aussehen aber annehmen, daß alle Sensillen gelenkig aufgehängt sind, wie man es bisher nur bei mechanischen Sinneshaaren gefunden hat.

Auch das Sockelseptum stellt eine allgemeine Baueigentümlichkeit dar, die nur den Sensillen mit Wandporen fehlt. Es ist also ebenfalls nicht direkt mit dem Auftreten eines Tubularkörpers korreliert (vgl. Typ B). Wie das Beispiel eines Haares des Typs

Tab. 15: Vergleich der Sockelelemente der Sinneshaare auf den Maxillarpalpenspitzen

Typ	Schema	Porentyp der Haarwand	vorhandene Sockelstrukturen SZ	AF	GM	EF	SS	M	TK	mögliche Funktionen
A		Sekret-gefüllte Speichenkanäle	+	+	+	?	-	-	-	olfaktorisch, hygro-, thermorezeptorisch
C1		Porentubuli	+	+	+	-	-	-	-	olfaktorisch
C2		Porentubuli	+	+	+	-	-	-	-	olfaktorisch
B		Spitzenporensystem	+	+	+	+	+	+	-	gustatorisch
D		Spitzenpore	+	+	+	+	+	+	(+)[1]	gustatorisch, (mechanisch)[1]
E		Spitzenpore	+	+	+	+	+	+	(+)[1]	gustatorisch, (mechanisch)[1]
F		ohne Poren	+	+	+	+	+	-	+	mechanisch
G2		ohne Poren, Kuppel	-	-	-	-	-	-	+	mechanisch

[1] akzessorischer Dendrit

SZ Sockelzylinder, AF Aufhängefasern, GM Gelenkmembran, EF Epicuticulafilamente, M elektronendichtes Material im Inneren der Dendritenscheide, TK Tubularkörper

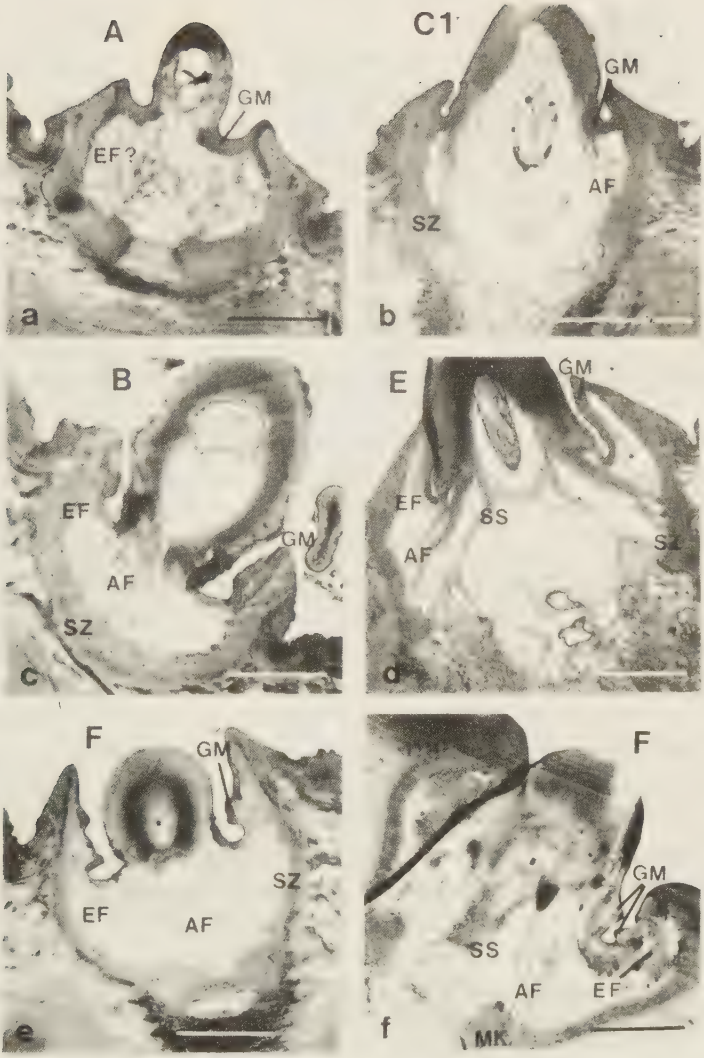


Abb. 47 Vergleich der Sockelregionen der verschiedenen Sensillentypen

(TEM-Aufnahmen, Maßstab 2 µm , Schrägschnitte)

a) Typ A, b) Typ C1, c) Typ B, d) Typ E, e) Typ F des Sensillenfeldes auf der Maxillarpalpenspitze

f) Typ F des Maxillarpalpenschaftes

AF Aufhängefasern, EF Epicuticula-Filamente, GM Gelenkmembran, SS Sockelseptum, SZ Sockelzylinder

F auf dem Palpenschaft zeigt, sind auch hier Gelenkmembran mit Epicuticulafilamenten, Aufhängefasern und Sockelseptum vorhanden (Abb. 47). Statt des Sockelzylinders umschließt in diesem Fall die begrenzende Schicht der festen Cuticula des Palpenschaftes den äußeren Liquorraum. Dem campaniformen Sensillum G2 fehlen bis auf den Tubularkörper alle zum Vergleich herangezogenen Merkmale.

3. Topographie der Sensillen auf der Maxillarpalpenspitze

Es wurden insgesamt etwa 5000 Sensillen auf dem Sensillenfeld einer Maxillarpalpenspitze mit einer Dichte von ca. 10000/mm^2 ausgezählt (Tab. 16; vgl. Abb. 57). Davon sind die Sensillen mit Wandporen Typ A, C1 und C2 vergleichsweise selten (zusammen 5%). Sie sitzen hauptsächlich auf dem dorsalen, bei normaler Haltung des Palpus nach vorn außen gerichteten Teil der Palpenkappe (Abb. 48). Typ A tritt meist in Gruppen bis zu 4 Haaren auf (vgl. Abb. 32, 33).

Der überwiegende Teil (65%) der Sinneshaare gehört zu den Sensillen mit Spitzenporen Typ B, D und E (Abb. 49). Typ B besetzt mit etwa 35 Sensillen/0,01 mm^2 den ventralen, weiter proximad greifenden Teil, Typ D mit 60 Sensillen/0,01 mm^2 mehr die distale Kappe der Palpenspitze. Die Trennung beider Bereiche ist jedoch nicht streng. Sie überlappen, und einzelne Vertreter können auch außerhalb des in Abb. 49 angegebenen Bereichs auftreten. Typ E, das lange Haar ist seltener und auf dem ganzen Sensillenfeld gleichmäßig verteilt.

Die restlichen 30% der Sensillen entfallen auf den porenlosen Typ F und die Kuppelsensillen Typ G1 und G2 (Abb. 50). In seiner dünneren Form hat Typ F auf dem distalen Kappenteil eine Dichte von etwa 25 Sensillen/0,01 mm^2, seine kräftigere Form im proximalen Bereich dagegen etwa 50 Sensillen/0,01 mm^2. Typ G2 liegt ähnlich wie die Typen A, C1 und C2 hauptsächlich auf dem dorsalen Kappenteil. Typ G1 tritt nur vereinzelt auf, ist aber immer vorhanden. Es sitzt ebenfalls in dieser Region nahe der Grenzfläche von Spitzenmembran und Schaftcuticula.

Tab. 16 Anzahl der verschiedenen Sensillentypen auf dem Sensillenfeld des Maxillarpalpus

Typ	Anzahl n	Teilsumme n = 4861 = 100%
A	64	
C1	129	225 = 5%
C2	32	
B	1002	
D	1921	3020 = 65%
E	97	
F	1590	
G1	2	1636 = 30%
G2	44	

Typ A, C1, C2 Sensillen mit Wandporen
Typ B, D , E Sensillen mit Spitzenporus
Typ F, G1, G2 Sensillen ohne Poren

(Die Zahlen wurden auf dem Sensillenfeld eines C. limaculatus-Weibchens ausgezählt.)

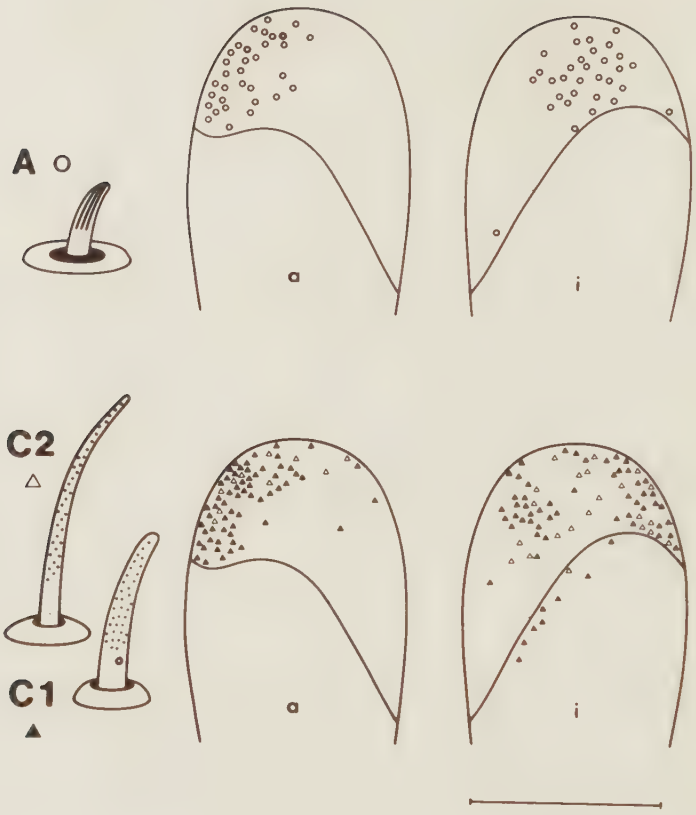


Abb. 48 Verteilungsmuster der Sensillentypen A, C1 und C2 mit Wandporen auf der Maxillarpalpenspitze

(Maßstab 300 µm)

Bei Typ A, C1 und C2 entspricht jedes Symbol einem Sensillum

i Innenseite, a Außenseite des distalen Palpengliedes

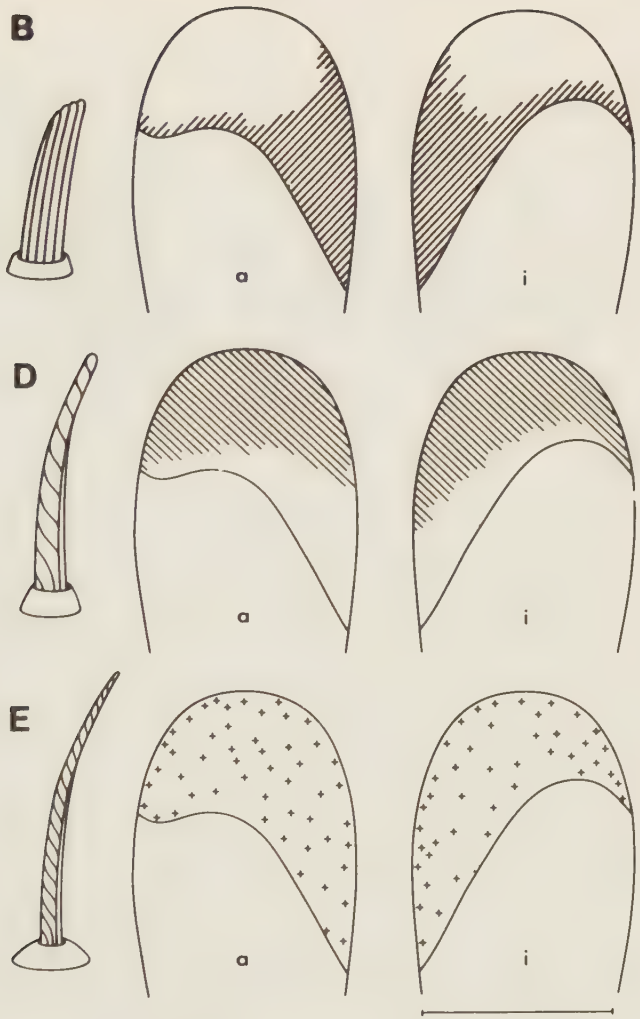


Abb. 49 Verteilungsmuster der Sensillentypen B, D und E mit Spitzenporus auf der Maxillarpalpenspitze

(Maßstab 300 µm)

Typ B Dichte etwa 35 Sensillen/ 0,01 mm^2, zum Rand weniger, einzelne auch außerhalb des angegebenen Bereichs

Typ D Dichte etwa 60 Sensillen/ 0,01 mm^2, zum Rand weniger, einzelne auch außerhalb des angegebenen Bereichs

Typ E jedes Symbol entspricht einem Sensillum

i Innenseite, a Außenseite des distalen Palpengliedes

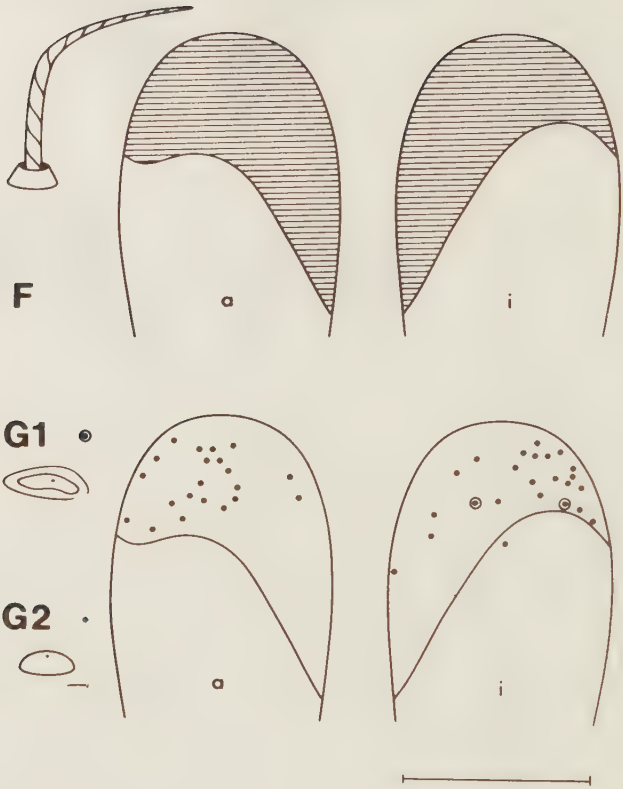


Abb. 50 Verteilungsmuster der porenlosen Sensillen Typ F, G1 und G2 auf der Maxillarpalpenspitze

(Maßstab 300 /um)

Typ F Dichte auf der distalen Spitzenregion etwa 25 Sensillen/ 0,01 mm^2; Dichte am proximalen Rand etwa 50 Sensillen/ 0,01 mm^2

Typ G1, G2 jedes Symbol entspricht einem Sensillum

i Innenseite, a Außenseite des distalen Palpengliedes

4. Vergleich des Sensillenbesatzes von Palpen und Antenne

4.1. Sensillen des Palpenschaftes

Neben dem dicht besetzten Sensillenfeld auf der Spitze ist auch der übrige Palpus mit Rezeptoren ausgestattet, deren Dichte proximad abnimmt (vgl. Abb. 23). Auf dem Schaft des V. Gliedes sind zwei Typen langer Haare(bis 100 µm) auffällig, von denen einer der Palpenoberfläche anliegt und Typ F ähnelt. Der zweite steht steiler und gleicht in Größe und Rillenstruktur Typ E der Spitze. Kleinere Borsten, vergleichbar zu Typ D sind ebenfalls vorhanden (Abb. 51). Außerdem tritt ein neuer Sensillentyp H auf (Abb. 51). Dies ist ein stumpfer, konischer Stift ohne erkennbare Wandstruktur (Länge 5 - 20 µm, Basisdurchmesser 1 µm), der tief in die Cuticula eingesenkt ist und ihr flach aufliegt. Seine Spitze weist distad. Er kommt gehäuft im basalen Teil des V. Gliedes vor.

Campaniforme Sensillen sind überall auf dem Schaft zu finden (Längsdurchmesser ca. 10 µm, Abb. 51). Ihre Längsachse ist parallel zur Palpenlängsachse ausgerichtet. In den Gelenken liegen sie in dem membranähnlichen Feld zwischen den Gelenkköpfen in Gruppen zu 3 - 5 Kuppeln am Rand des proximalen Gliedes. Bei den basalen Gliedern I und II sind in den Gelenkbereichen außerdem in zwei Längsreihen angeordnete Haare zu finden (Abb. 52).

Typ A, C1 und C2 kommen nur auf der Palpenspitze vor. Im Grenzbereich von Spitzenmembran und Schaft können sie aber mit veränderter Sockelstruktur auch in der Palpenschaftcuticula auftreten.

4.2. Sensillen der Antenne

Da die äußeren Formen der Haare auf Antennen und Palpen sehr ähnlich sind, erscheint eine gleichartige Benennung gerechtfertigt. Auf dem distalen Drittel der Antenne sind neben dicken,spitzen Sensillen des Typs F (20 - 30 µm lang) und stumpfen, abstehenden Haaren des kurzen Typs D und des langen Typs E (mit ca. 20 bzw. 80 µm Länge) auch alle porösen Typen A, C1 und C2 in entsprechen-

Abb. 51 Sensillen auf dem Schaft des Maxillarpalpus

(REM-Aufnahmen, Maßstab 5 µm)

Typ F, G Sensillen ohne Poren

Typ H Sensillum unbekannter Wandstruktur (tritt nur auf dem Palpenschaft auf)

Typ D Sensillum mit Spitzenporus

(Pfeil: Öffnung einer Hautdrüse ?)

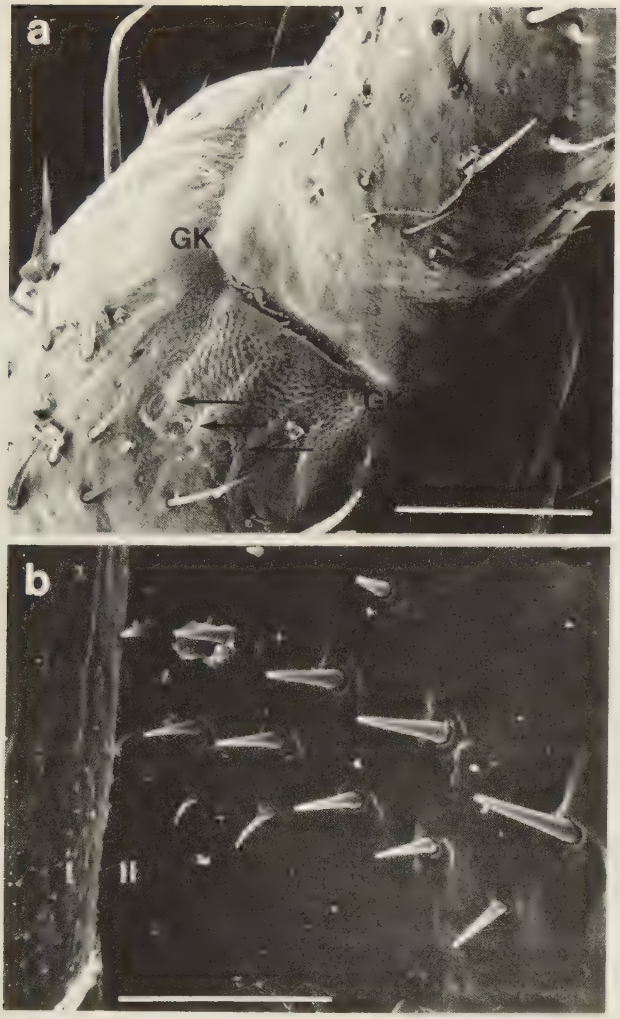


Abb. 52 Sensillen in den Gelenkbereichen des Maxillarpalpus

(REM-Aufnahmen, Maßstab 50 µm)

a) Campaniforme Sensillen (Pfeile) auf dem membran-ähnlichen Feld zwischen den beiden Gelenkköpfen zwischen Glied IV/V

b) Haarreihen auf der Innenseite des Gelenks zwischen Glied I/II

GK Gelenkköpfe

den Längen wie auf der Palpenspitze vertreten (Abb. 53). Zusätzlich tritt eine Cuticulaöffnung (Sensillum coeloconicum ?)auf, die mit Vorbehalt als Typ I bezeichnet wird (Durchmesser 3 - 5 µm, Abb. 53).

Im proximalen Teil der Antenne überwiegen die Sensillen des Typs F, die hier um Unterschied zur distalen Region dicker sind. Typ C1, D und E sind auf der gesamten Antenne zu finden, häufiger jedoch im distalen Abschnitt. Typ A und I bleiben auf diese Region beschränkt. Typ C2 ist nur vereinzelt anzutreffen. Die Typen B und H fehlen völlig. Ob an den Segementgrenzen campaniforme Sensillen der Typen G1 oder G2 auftreten (vgl. Schabenantenne, ALTNER, persönliche Mitteilung), wurde nicht speziell geprüft.

Im Vergleich zum Palpus scheint Typ C1 auf der Antenne anteilmässig häufiger zu sein, wogegen der Besatz mit Typ D deutlich schwächer ist. Tab. 17 stellt das Auftreten der verschiedenen Haartypen auf Antenne, Palpenschaft und Palpenspitze zusammen. Im Gegensatz zu den Sensillen in der weichen Spitzenmembran, die alle einen deutlich ausgeprägten Sockelwulst haben, sind die Sokkel der Sensillen von Antenne und Palpenschaft mit fließendem Übergang in die umgebende feste Cuticula eingebettet. Dabei haben die Typen D und E einen asymmetrisch ausgebildeten Sockelrand. Bei Typ C1 und C2 ist ein zusätzlicher, wulstiger Ring zu finden.

Die Palpen zeigen in der Zusammensetzung des Sensillenfeldes keine geschlechtsspezifischen Unterschiede, da alle Sensillentypen in vergleichbarer Anzahl und in den entsprechenden Regionen zu finden sind. Ein qualitativer Vergleich der Antennensensillen bei beiden Geschlechtern ergab ebenfalls keine Abweichungen.

5. Durchmesser der Axone

Die Nervenquerschnitte und die Querschnitte der einzelnen Axone sind annähernd kreisförmig (Abb. 54). Beide Palpennerven sind

Abb. 53 Sensillen im distalen Drittel der Antenne

(REM-Aufnahmen, Maßstab 5 µm)
Typ A, C1, C2, D und F sind vergleichbar zu denen des Sensillenfeldes auf der Palpenspitze.
Typ I ist eine Cuticulaöffnung (Sensillum coeloconicum ?), die nur auf der Antenne gefunden wurde.

Tab. 17 Vorkommen der verschiedenen Sensillentypen auf Maxillarpalpus und Antenne

Typ	Antenne	Maxillarpalpus Schaft	Maxillarpalpus Spitze
A	+	-	+
C1	+++	-	++
C2	+	-	+
B	-	-	+++
D	++	+	+++
E	++	++	++
F	+++	+++	+++
G1	?	++	+
G2	-	-	+
H	-	++	-
I	+	-	-

- nicht vorhanden
+ selten
++ häufig
+++ sehr häufig

Typ A, C1, C2 Sensillen mit Wandporen
Typ B, D, E Sensillen mit Spitzenporus
Typ F, G1, G2 Sensillen ohne Poren
Typ H, I Sensillen unbekannter Struktur

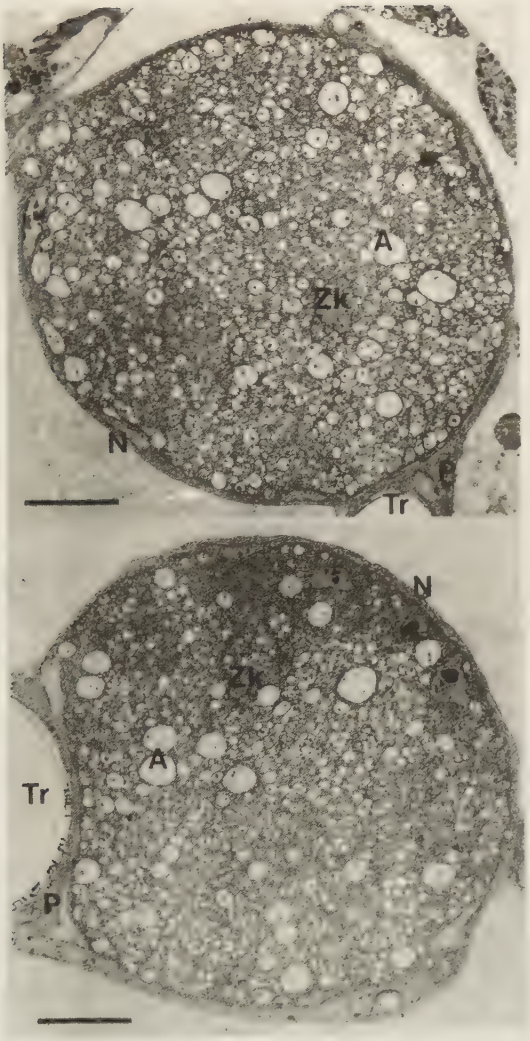


Abb. 54 Querschnitte durch die beiden Äste des Maxillarpalpennerven im distalen Drittel des V. Gliedes

(TEM-Aufnahmen, Maßstab 10 µm)

A Axon, Hä Hämocyt, N Neurallamelle, P Perineuriumzellen, Tr Trachee, Zk Zellkern einer Gliazelle

ca. 50 µm dick (vgl. Kap. D, 1.2.). Sie enthalten etwa gleich viele Axone (13717 bzw. 12413, insgesamt also 26130 Fasern).

Der gesamte Nerv wird von Perineuriumzellen und einer faserig granulären Neurallamelle umhüllt, die auch die angrenzenden Tracheen einfaßt (Abb. 54, 55; vgl. Septen, Kap. D, 1.2.). In dem umgebenden Hämocöl befinden sich Hämocyten mit zahlreichen Lysosomen (Abb. 54). Die nicht myelinisierten Axone sind von Gliazellen umgeben, deren Zellkerne reich an Chromatin sind (Abb. 54: Zk). Dickere Axone besitzen eine eigene Gliahülle. Dünnere Fasern werden in Bündeln gemeinsam eingeschlossen (Abb. 55). Wie in einigen Bereichen exemplarisch geprüft, steht diese Gruppierung in keiner Beziehung zur Anzahl Sinneszellen in einem Sensillum oder zu einer bestimmten Durchmesserklasse, die auf eine gemeinsame Funktion der Sinneszellen hindeuten könnte. Zwischen den Gliazellen, in denen neben anderen Zellorganellen Mikrotubuli zu erkennen sind (Abb. 55), ist ein osmiophiles, grau erscheinendes Material zu finden (vgl. LANE & TREHERNE, 1973). Die Axone selbst enthalten Neurotubuli und Mitochondrien (Abb. 55).

Die Durchmesserverteilung der Axone in den Palpennerven zeigt keine deutliche Gruppeneinteilung in bestimmte Klassen (Abb. 56 a, Tab. 18). Der Hauptanteil der Axone liegt im Bereich von 0,1 bis 0,5 µm (89,3% = 23330), nur 2,8% (= 720) sind kleiner, 7,9% (= 2080) sind größer (davon 79 zwischen 1,5 µm bis maximal 3,4 µm) (Abb. 56 b). Bei beiden Nervenästen fällt eine Anhäufung sehr kleiner Axondurchmesser auf (Abb. 54). Wesentliche Unterschiede zwischen den beiden Ästen bzgl. Häufigkeiten (vgl. offene bzw. geschlossene Anteile der Blöcke im Verteilungshistogramm, Abb. 56 b) oder räumlicher Anordnung der Axone mit verschiedenen Durchmessern (Abb. 54) sind nicht zu erkennen.

Die Anzahl ausgezählter Axone im sensorischen Nerv kann man mit der erwarteten Anzahl, die sich aus den Sensillenzahlen und Anzahl Sinneszellen je Typ abschätzen läßt, in Beziehung setzen (Tab. 19). Die porösen Sensillen (Typ A, C1 und C2) ergeben

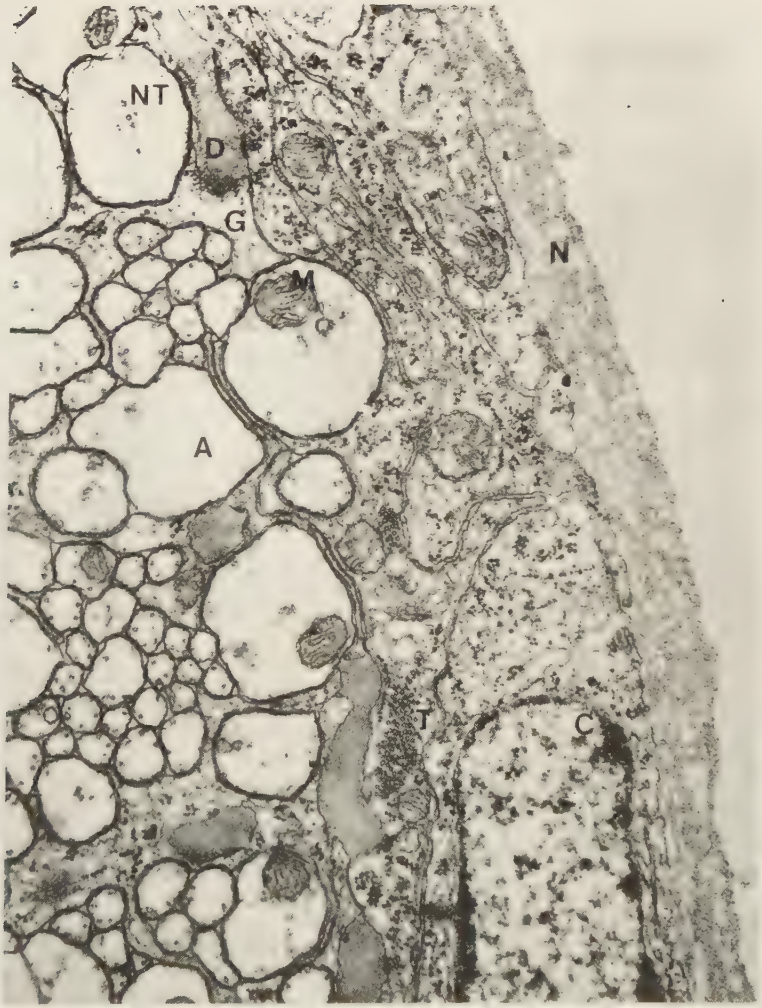


Abb. 55 Detail des Nervenquerschnittes

(TEM-Aufnahme, Maßstab 1/um, Ausschnitt aus Abb. 54, oben)

A Axon, C Chromatin, D elektronendichtes Material, G Glia-zelle, M Mitochondrium, N Neurallamelle, NT Neurotubuli, T Mikrotubuli, P Perineuriumzellen

Tab. 18: Häufigkeitsverteilung der Axondurchmesser in den Palpennerven

Klasse nm	Häufigkeit		Summe
0	6	6	
50	186	522	720
150	2529	4144	
200	2186	1803	14297
250	1107	911	
300	633	521	
350	432	362	
400	324	254	
450	253	246	8079
500	192	161	
550	163	153	
600	121	128	
650	118	100	
700	94	84	
750	80	65	
800	61	49	
850	45	49	
900	47	36	
950	23	29	
1000	28	15	
1050	20	10	
1100	14	9	
1150	19	10	
1200	11	9	
1250	6	7	
1300	9	4	
1350	6	3	
1400	8	2	
1450	10	3	2001
1500	4	3	
1550	6	1	
1600	1	4	
1650	3	2	
1700	1	1	
1750	1	1	
1800	3	1	
1850	1	–	
1900	2	2	
1950	–	2	
2000	1	–	
2050	2	1	
2100	5	–	
2150	4	–	
2200	1	1	
2250	1	–	
2300	–	2	
2350	–	1	
2400	1	1	
2450	1	2	
2500	–	1	
2550	–	3	
2600	2	1	
2650	–	–	
2700	–	–	
2750	–	–	
2800	–	2	
2850	–	1	
2900	–	–	
2950	–	–	
3000	–	–	
3050	1	–	
3100	–	–	
3150	–	–	
3200	1	–	
3250	–	–	
3300	1	1	
3350	1	1	79
	12413	13717	26130

(Bei der Klasseneinteilung ist jeweils die untere Grenze angegeben, die im Intervall mit eingeschlossen ist.)

Tab. 19 Geschätzte Anzahl der Axone in den Maxillarpalpennerven

Typ	Anzahl Sensillen	Anzahl Sinneszellen	erwartete Anzahl Axone olf.	gust.	mechan.
A	64	4	256		
C1	129	3	387		
C2	32	2 (1) [1]	64		
B	1002	12:4 = 92:8 [2]		11318	
D	1921	(5+1):(9+1)=1:1 [3]		13377	1921
E	97	(5+1)		485	97
F	1590	1			1590
G1	2	1			2
G2	44	1			44
Summe, geschätzt			707	25180	3654
			29541		
Summe, ausgezählt			26130		

[1] Vereinfachend wurden alle Haare mit 2 Sinneszellen angenommen.

[2] Das Verhältnis der Sensillen mit 12 Sinneszellen zu denen mit 4 Sinneszellen wurde als 92:8 angenommen, andere Sinneszellzahlen wurden nicht berücksichtigt.

[3] Das Verhältnis der beiden Modifikationen (9+1) und (5+1) von Typ D wurde als 1:1 angeommen.

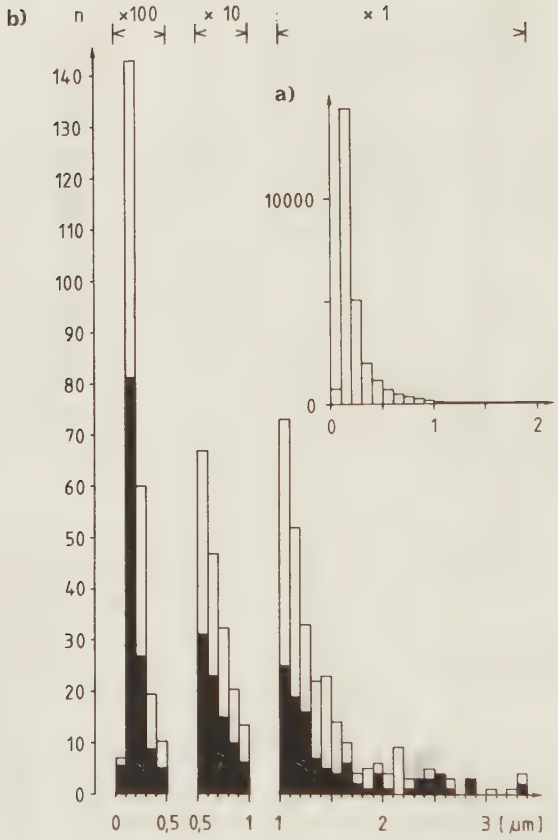


Abb. 56 Häufigkeitsverteilung der Axondurchmesser in den beiden Ästen des Palpennerven

Klassenbreite 0,1 µm , n = Anzahl der Axone

a) Histogramm mit einheitlicher Ordinate

b) Histogramm mit unterschiedlichem Ordinatenmaßstab (siehe Kopf):

für 0	- 0,49 µm	x 100
für 0,5	- 0,99 µm	x 10
für 1	- 3,39 µm	x 1

Die beiden Nervenäste sind durch offene bzw. geschlossene Balken unterschieden.

707 zu erwartende Axone (vgl. Anzahl Axone unter 0,1 /um !). Aus den gustatorischen Sinneszellen (Typ B, D und E) kommen insgesamt 25180 Axone, zu denen die 3654 Fasern der mechanorezeptiven Sinneszellen von Typ F, G1 und G2 und der akzessorischen Sinneszellen von Typ D und E zu addieren sind. Insgesamt sind also 29541 Axone zu erwarten. Diese Zahl stimmt mit dem Ergebnis der Axonauszählung (26130) an einem anderen Tier gut überein, wenn man die möglichen Variationen im Sensillenbesatz bei verschiedenen Individuen bedenkt. Für eine Axonfusion gibt es demnach keine Hinweise.

IV. Diskussion zur Morphologie

Die lichtmikroskopische Färbbarkeit der Palpencuticula zeigt den unterschiedlichen Grad der Aushärtung (BAKER, 1958): die stark vernetzte Exocuticula ist nur kurz nach der Häutung fuchsinophil, später refraktär; die nicht vernetzte Endocuticula ist durch Anilinblau färbbar(FOGAL & FRAENKEL, 1970). Auch die Palpen mehrere Tage alter Grillen weisen in den äußeren Wandschichten noch eine leuchtend rote Cuticula auf. Diese stellt als Mesocuticula (RICHARDS, 1967) eine mäßig gegerbte Übergangsform zwischen Endo- und Exocuticula dar. Die Cuticula des Palpenschaftes besteht demnach aus Endo- und Mesocuticulaschichten ("Hemisklerit" NEUFFER, 1954) und ist mechanisch vermutlich weniger starr und fest als eine Skleritform aus Endo- und Exocuticula (MANTON, 1958).

Die Bereiche ungegerbter Cuticula (blau) in den Gelenkverbindungen und auf der Spitzenkappe entsprechen der "arthrodial membrane" (DENNEL & MALEK, 1954; WIGGLESWORTH, 1956; RICHARDS, 1967), deren elastische Materialeigenschaften an Vertretern verschiedener Insektengruppen untersucht sind (HEPBURN & CHANDLER, 1976). Die Feinstruktur dieser Membran zeigt im Vergleich zur Mesocuticula eine lockerere Schichtung und schwächere Vernetzung (vgl. die Cuticula des Sensillenfeldes auf dem Schabenpalpus, ALTNER, 1975). Die Einlagerung osmiophiler "Balken" (feste Chitinfasern?) kann zur Verstärkung dienen, ohne die Plastizität zu mindern.

Die Verbindungen zwischen den distalen Palpengliedern (III/IV/V) sind als dikotyle Gelenke ausgebildet. Der Muskel setzt mit einer Sehne an der innen liegenden, blau gefärbten Membran an. Nach der Mechanik des Gelenks und den Insertionsstellen des Muskels zu schliessen, funktioniert dieser als Flexor. Bei Kontraktion wird am distalen Palpenglied gezogen, das sich dadurch um die beiden Gelenkköpfe abbiegt. Da antagonistisch wirkende Muskeln fehlen, kommt als Rückstellkraft bei der Bewegung nur Hämolymphdruck (POPHAM, 1969) oder die Elastizität der Gelenkstrukturen in Frage. Die blaue Membran ist jedoch keine ideal elastische Resilinmembran. Diese hätte sich bei Mallory rot statt blau färben müssen (ANDERSEN & WEIS-FOGH, 1964). Für einen Einfluß des Lymph-

druckes spricht die beobachtete passive Bewegung des letzten Palpengliedes im Atemrhythmus. Ob die das Hämocöl aufteilenden Septen Elemente eines gerichteten Pumpmechanismus darstellen, der zur Feinregulation des Lymphdruckes dienen könnte, bleibt nachzuweisen.

Die einfachen Gelenke zwischen den distalen Palpengliedern lassen nur Klappbewegungen zu. Zusammen mit den über verschiedene Muskeln bewegbaren Basalgliedern wird jedoch die große Beweglichkeit im vollen Radius des Organs ermöglicht (vgl. Kap. B, 2.4.). Zur Kontrolle der jeweiligen Stellungen der Glieder zueinander können die Haarfelder auf den Innenseiten der Basalglieder und die campaniformen Sensillengruppen auf den Außenseiten der Gelenke dienen (Abb. 52). Eine entsprechende Funktion könnten auch Chordotonalorgane haben, wie sie im I. und IV. Glied des Maxillarpalpus von Acheta (ROSCISZEWSKA & FUDALEWICZ-NIEMCZYK, 1974) und im basalen Glied des Maxillarpalpus von Schistocerca (BLANEY & CHAPMAN, 1969 a) nachgewiesen worden sind.

Der gesamte Aufbau des Palpus entspricht weitgehend dem des Acridierpalpus (vgl. BLANEY & CHAPMAN, 1969 a). Dort fehlen allerdings Sehnen an den Muskelansätzen. Außerdem haben ihre Palpen im distalen Glied zwei große Luftsäcke. Die Form der weichhäutigen Spitze wird dagegen bei Grillen allein vom Hämolymphdruck aufrechterhalten.

Die Struktur der auf der Palpenspitze gefundenen Sinneshaare zeigt den klassischen Aufbau von Insektensensillen mit bipolaren Sinneszellen, mehreren Hüllzellen und einem verschieden gestalteten Cuticula-Apparat (SLIFER, 1970; LEWIS, 1970; STEINBRECHT, 1973). Die genaue Lage der Hüllzellen wurde nicht näher untersucht (vgl. dazu BLANEY & CHAPMAN 1969 b; GNATZY & SCHMIDT 1971; GAFFAL 1976 a).

Das Sensillum Typ F entspricht mit porenloser Haarwand, gelenkigem Sockel und einer Sinneszelle mit Tubularkörper in den Strukturmerkmalen einem Mechanorezeptor (vgl. Zusammenfassung bei GAFFAL & HANSEN, 1972; s.a. THURM, 1964; GNATZY & SCHMIDT, 1972 b;

BARTH, 1973; SCHMIDT, 1973). Auch das kuppelförmige Sensillum G2 scheint als campaniformes Sensillum ein Rezeptor für mechanische Deformationen zu sein (vgl. THURM, 1964; MORAN et al., 1971; MORAN & ROWLEY III, 1975). Weder die kreisrunde Kuppelform noch die gesamte Anordnung seiner zellulären Elemente geben strukturelle Anhaltspunkte für eine richtungssensitive Reizaufnahme (vgl. BARTH, 1971). Es ähnelt äußerlich den campaniformen Sensillen um ein Fadenhaar auf dem Grillencercus (GNATZY & SCHMIDT, 1971). Ihm fehlt aber ein äußerer Liquorraum und eine direkte, feste Verbindung zwischen Tubularkörper und Cuticula. Die Reizübertragung ist daher nur über direkte Einwirkungen der dicht umgebenden membranösen Cuticula denkbar. Bei beiden Mechanorezeptoren entspricht die Lage des Häutungsporus (im proximalen Haar bzw. im Zentrum der Kuppel) den gültigen Vorstellungen zum Häutungsverlauf (MORAN, 1971; GNATZY & SCHMIDT, 1972 b; MORAN et al., 1976; GNATZY & TAUTZ, 1977).

Das doppelwandige Sensillum mit Sekretporen Typ A ähnelt den auf der Antenne von Periplaneta gefundenen Sensillen, die auf Duft- und Temperaturreize antworten (ALTNER et al., 1977). Auch STEINBRECHT (1969 a) beschreibt ähnliche, aber coeloconische Sensillen auf der Antenne von Locusta mit olfaktorischen bzw. hygro- und thermosensitiven Funktionen (BOECKH, 1967; KAFKA, 1970; WALDOW, 1970). Die mit Porentubuli versehenen Typen C1 und C2 ähneln Riechhaaren, wie z.B. den Sensilla basiconica oder trichodea auf der Bombyx-Antenne (Übersicht: BOECKH et al., 1965; SCHNEIDER & STEINBRECHT, 1968; s.a. ERNST, 1969; SLIFER, 1970; KAISSLING, 1971; STEINBRECHT, 1973). Der proximal liegende Häutungsporus und die offen endende Dendritenscheide deuten bei Typ C1 (auch Typ C2 ?) auf den von ERNST (1972) und SLIFER et al. (1957) beschriebenen Häutungsverlauf hin. Bei dem seltenen Sensillentyp A ist eine Häutung durch die Spitze anzunehmen (PROMMERSBERGER, 1978).

Die Sensillen mit Spitzenporen Typ B, D und E tragen alle Merkmale gustatorischer Haare (Zusammenfassung: HANSEN & HEUMANN, 1971; BARETH & JUBERTHIE-JUPEAU, 1977). Das flockige Material im Sockelbereich innerhalb der Dendritenscheide trennt den distalen

Abschnitt des dendrit-enthaltenden Liquorraums, in den die Reizstoffe eindringen, von dem weiter proximal liegenden Teil (vgl. SCHMIDT & GNATZY, 1972 a).

Die Anzahl der Sinneszellen bei Typ B ist größer als bei den meisten beschriebenen Kontakt-Chemorezeptoren (HANSEN & HEUMANN, 1971; ALTNER, 1977 a, b). Allerdings fanden FOELIX et al. (1975) bei der Spinne Admetus 15 Dendriten und zwei mechanosensitive Elemente, KEIL (1976) bei dem Steinläufer Lithobius sogar 18 Dendriten und einen Mechanorezeptor.

Typ B besitzt an seiner Spitze eine komplizierte Lappung der Haarwand (vgl. "fimbricated structure" ADAMS et al., 1965; "Kessel und Rillen" HANSEN & HEUMANN, 1971). Der äußere Kanal als zusätzlicher Raum und die auffällig verengte Verbindungsschleuse zum dendrit-enthaltenden Liquorraum verhindern den direkten Kontakt zum Außenmedium. Das Spitzenporensystem könnte die Dendriten vor osmotischer, chemischer oder mechanischer Schädigung und vor Austrocknung schützen. Zusätzlich könnte das viskose Sekret unbekannter Zusammensetzung einen chemischen und mechanischen Filter darstellen und die Schlitze und Engpässe passierbar halten (vgl. STÜRCKOW, 1970).

STÜRCKOW et al. (1973) fanden elektronendichte Partikel im Fliegenschmeckhaar, die sie als Speicherpartikel für Enzyme interpretierten, die am Öffnen und Schließen der Spitzenporen beteiligt sein sollen. Möglicherweise stellen die elektronendichten Partikel, die im Grillenschmeckhaar außerhalb der Dendritenscheide gefunden werden, und die unterschiedlich kontrastierte Cuticula rund um den äußeren Kanal funktionelle Analoga zu den "dense bodies" und der schwammartigen Cuticula im Fliegensensillum dar. Es wird vermutet, daß die tubulären Strukturen in der Haarwand an einem solchen Öffnungsmechanismus beteiligt sein könnten (BLANEY & CHAPMAN, 1969 b).

Typ D ähnelt dem kurzen Borstenhaar auf dem Grillencercus (SCHMIDT & GNATZY, 1972 a) und dem Schmeckhaar des Acridierpalpus (BLANEY & CHAPMAN, 1969 a; BLANEY et al., 1971). Sie besitzen ne-

ben den vermutlich kontakt-chemorezeptorischen Dendriten den akzessorischen Dendriten mit Tubularkörper. Für die Cercusborsten von Gryllus bimaculatus zeigten SCHMIDT & GNATZY (1972 a), daß der Dendrit oberhalb des Tubularkörpers bis zur Spitze weiter zieht. Die Befunde von BLANEY & CHAPMAN (1969b)sind diesbezüglich nicht eindeutig.

Die Schmeckhaare B, D und E weisen keine speziellen Häutungskanäle auf. Bei ihnen ist eine Häutung durch den distalen Spitzenporus anzunehmen, bei der alle Dendriten einheitlich an der Spitze des Haares abreißen(BLANEY & CHAPMAN, 1970; GNATZY & SCHMIDT, 1972 a). Für den akzessorischen Dendriten von Typ D und E ist dann aber der Verbleib des distalen Teils oberhalb des Tubularkörpers im neu gebildeten Haar ungeklärt. Dieser Dendritenabschnitt muß entweder direkt oberhalb des Tubularkörpers abreißen, um mit den alten Dendriten durch den Spitzenporus hinausgezogen zu werden, oder das distale, im Haar verbleibende Ende wird nachträglich resorbiert (vgl. Häutungstyp I, ALTNER & THIES, 1972; ZACHARUK, 1962). Der Dendrit könnte auch bei Beginn der Häutung aus dem Haar zurückgezogen werden (vgl. Häutungstyp II, ALTNER & THIES, 1972; KARUHIZE, 1971; KEIL, 1976). Möglicherweise stellt das vereinzelt gefundene Endbläschen einen Rest des distalen Dendritenabschnitts dar. In jedem Fall muß diesbezüglich ein Unterschied zu dem bei den Cercushaaren gefundenen Häutungsablauf bestehen.

BLANEY et al. (1971) und GNATZY & SCHMIDT (1972 a) erwägen, ob der akzessorische Dendrit oder das ganze Haar, ähnlich wie bei holometabolen Insekten, erst bei der Imaginalhäutung neu angelegt wird. Diese Vorstellung ist aber für die sehr zahlreichen und nicht nur auf die Palpenspitze beschränkten Sensillen des Typs D und E nicht wahrscheinlich, wenn auch eine Veränderung der Sensillenzusammensetzung beim adulten Tier nicht auszuschließen ist (vgl. SCHALLER, 1978).

Der Vergleich der Sockelelemente der Sinneshaare zeigt, daß Strukturen wie Gelenkmembran, Sockelzylinder und Aufhängefasern, z.T. auch das Sockelseptum, allen Haaren gemeinsam sind. Sie

können daher nicht modalitätsspezifisch für Mechanorezeptoren sein (vgl. GAFFAL et al., 1975). Damit wird ihre Beteiligung an einer mechanischen Reiztransformation aber keineswegs ausgeschlossen.

Die Reizübertragung auf den Tubularkörper ist dennoch bei Typ D und E nicht so klar vorstellbar, wie z.B. bei den von THURM (1965) oder GAFFAL & BASSEMIR (1974) beschriebenen Mechanorezeptoren, wo Haarschaft und verlängerte Cuticulazapfen als Hilfsstrukturen eingesetzt werden. Bei Typ D und E liegt der akzessorische Dendrit ohne erkennbares Widerlager frei zwischen den übrigen Sinnesfortsätzen. Einbuchtungen der Dendritenscheide unterhalb des Tubularkörpers und Verstärkungsleisten fehlen (vgl. GNATZY & SCHMIDT, 1972 b; GAFFAL & HANSEN, 1972). Auch BLANEY & CHAPMAN (1969 b), KEIL (1976), GNATZY & TAUTZ (1977) und BARETH & JUBERTHIE-JUPEAU (1977) fanden Tubularkörper, die proximal des unteren Haarschafts liegen, womit eine direkte Kraftübertragung ausscheidet.

Für die Reizübertragung könnte bei Typ D und E die spezifische Anordnung der Dendritenscheide und der Sockelelemente entscheidend sein. Gelenkmembran und Aufhängefasern könnten am unteren Rand des Haares einen Drehpunkt bilden, dessen relative Lage und maximale reizwirksame Auslenkamplitude von den elastischen Eigenschaften bzw. dem Spielraum der Aufhängefasern abhängt. Daraus wäre vorstellbar, daß bei Abbiegen des Haares und der Dendritenscheide der Dendrit im proximalen Teil gelängt wird. In welcher Weise die Zugkräfte auf die Dendritenspitze und den Tubularkörper einwirken, hängt von der Viskosität des Materials im dendritenthaltenden Liquorraum und seinen Adhäsionskräften zur Dendritenmembran und der inneren Wand der Scheide ab.

Das Sockelseptum könnte trotz seiner faserigen, optisch lockeren Textur die Dendritenscheide in ihrer asymmetrischen Position an der nach außen gerichteten Seite der Haarwand stabilisieren und dadurch dem Rezeptor eine Richtcharakteristik verleihen (GAFFAL et al., 1975; GAFFAL, 1976 b). Abbiegen nach außen in Richtung der Seite, der der Tubularkörper anliegt, würde sofort, Abbiegen

in die Gegenrichtung erst nach Überschreiten eines bestimmten Auslenkungswinkels auf die Dendritenscheide wirken. Die Haare sind auf der Palpenspitze so ausgerichtet, daß sie unter diesen Voraussetzungen bei Abbiegen in proximale Richtung gereizt würden.

Zusätzlich begrenzt der Sockelzylinder die Auslenkungen des Haares. Er könnte den Arbeitsbereich der Mechanorezeptoren aufrechterhalten, wenn er stärkeren Verformungen der umliegenden weichen Membran des Sensillenfeldes folgt, so daß dabei das Haar kaum gereizt oder in seiner Auslenkempfindlichkeit beeinträchtigt würde.

Der Sockelzylinder scheint bei allen Sensillen eine spezifische Anpassung an die besonderen Lagerungsverhältnisse in der weichen Spitzenmembran darzustellen (vgl. ALTNER, 1975; SLIFER et al., 1975). Außerdem stabilisieren Gelenkmembran und Aufhängefasern die Lage des Haarschafts und machen ihn weitgehend unabhängig vom Druck der Hämolymphe, die die Form der Palpenspitze aufrecht erhält. Der spezielle Sockelaufbau als Aufhängung der Sensillen in der eindrückbaren Membran kann während des Tastens die mechanische Beanspruchung beim wiederholten Auftreffen auf feste Flächen verringern und die Sensillen vor Beschädigung schützen.

Die Rolle der auffälligen Epicuticula-Filamente in der Gelenkmembran (s.a. STEINBRECHT, 1973; vgl. GNATZY & SCHMIDT, 1972 a, b), die nur den kleineren Sensillen mit Porentubuli fehlen, ist bisher unbekannt. Sie ähneln den kleinen Porenkanälchen der äußeren Membran der Spaltsinnesorgane bei Spinnen (BARTH, 1971) und den osmiophilen Filamenten in den Duftdrüsen von Schmetterlingsweibchen (STEINBRECHT, 1964; PERCY, 1974). Möglicherweise entsprechen sie Wachskanalfilamenten (LOCKE, 1961, 1966, 1969; BRÜCK & STOKKEM, 1972 a, b), deren Funktion als transportierendes System aber noch nicht bewiesen ist (NEVILLE, 1975).

Das breite Spektrum der auf den Palpenspitzen gefundenen Sensillen macht hier erstmals einen Vergleich der extrazellulären Liquorräume und ihrer Verbindungen bei den verschiedenen Sensillentypen an einem Tier möglich. Nur bei den Typen C1 und C2 fusioniert der dendrit-enthaltende Liquorraum mit dem äußeren Liquor-

raum (ERNST, 1972). Bei allen anderen Haartypen ist der Dendrit vom äußeren Liquorraum getrennt (vgl. HANSEN & HEUMANN, 1971). Die hier diskutierte Lumentrennung hängt jedoch von den Permeabilitätseigenschaften der Dendritenscheide ab.Über ihre Zusammensetzung (Cuticulin ? BLANEY & CHAPMAN, 1969 a; SCHMIDT & GNATZY, 1971) besteht noch keine Klarheit (ALTNER, 1977 a).Auch das elektronen-optische Bild, das sie als homogene, dichte Struktur zeigt, kann darüber nichts aussagen. Die Lumentrennung durch die Dendritenscheide (bzw. die innere Haarwand bei Typ A)kann im Zusammenhang mit elektrischen Transduktionsvorgängen von Bedeutung sein (vgl. MAES, 1977). Hierzu bestehen zwei widersprechende Annahmen, zwischen denen derzeit nicht entschieden werden kann.

THURM (1970, 1974) entwickelte zunächst für Mechanorezeptoren, später für Rezeptoren allgemein (THURM, 1972) ein Modell, daß einen K^+-Ionenstrom von den an den äußeren Liquorraum angrenzenden Hüllzellen postuliert, der für die Entstehung des Rezeptorpotentials mit verantwortlich sein soll. Demnach müßte die Dendritenscheide für Ionen permeabel sein (vgl. BARTH, 1971; ERNST, 1972).

Andererseits fordern REES (1967, 1968) und MORITA (1969) bei Kontakt-Chemorezeptoren für die Signalübertragung von der Spitze des Dendriten auf sein Innenglied einen hohen elektrischen Widerstand der Wand im Haar, die den dendrit-freien von dem dendrit-enthaltenden Liquorraum trennt. Dies ließe bei den Typen B, D und E isolierende Eigenschaften der Dendritenscheide erwarten. Eine für das Modell wesentliche Verbindung der beiden Lumina im distalen Haarbereich (HORI & MORITA, 1968) ist aber auch beim Fliegenschmeckhaar in Zweifel gezogen (HANSEN & HEUMANN, 1971; STÜRCKOW et al., 1973). Bei den Schmeckhaaren der Grille ist keine sichtbare Verbindung vorhanden. Andererseits könnte die dunkler kontrastierte Cuticula um den äußeren Kanal in der Spitze von Typ B ionendurchlässig sein, wie es in ähnlicher Weise in der Spitze der Schmeckhaare auf den Acridierpalpen gefunden wurde (BERNAYS & CHAPMAN, persönliche Mitteilung).

Die Struktur der Nervenquerschnitte des Maxillarpalpennerv von Gryllus bimaculatus stimmt mit dem bisher bekannten Bild peripherer Insektennerven überein (STÜRCKOW et al., 1967; STEINBRECHT, 1969 b; HUDDART, 1971; LANE, 1972). Fetteinlagerungen zwischen den Fasern der äußeren Neurallamelle, wie sie LANE & TREHERNE (1973) im Zusammenhang mit einer ionalen Lymphraumtrennung ("blood-brain-barrier") beim peripheren Nerv von Periplaneta und Locusta beschreiben, wurden hier nicht gefunden. Der Vergleich der gezählten Anzahl der Axonquerschnitte mit der erwarteten Anzahl der Axone spricht nicht für eine Axonfusion im sensorischen Nerv (WIGGLESWORTH, 1959; STÜRCKOW et al., 1967; STEINBRECHT, 1969 b; BLANEY & CHAPMAN, 1969 b). Beim Zahlenvergleich ist zu berücksichtigen, daß über die interindividuellen Variationen des Sensillenbesatzes keine Angaben für Grillen gemacht werden können. Zählungen am antennalen Nerv von Bombyx ergaben, daß große Abweichungen vorkommen (bis zu 30%, STEINBRECHT, 1969 b).

Die Axone chemorezeptiver Sinneszellen sind sehr dünn (vgl. STEINBRECHT, 1969 b: bis 0,3 µm für olfaktorische Axone; BLANEY & CHAPMAN, 1969 a: unter 0,5 µm für gustatorische Axone im Palpennerv). Auch bei Gryllus bimaculatus füllt die erwartete Anzahl Axone aus chemorezeptiven Sinneszellen die Durchmesserklassen bis ca. 0,5 µm. Aus der zahlenmäßigen Übereinstimmung der kleinsten Klasse von 0,05 bis 0,1 µm mit der erwarteten Anzahl Axone der vermuteten Riechhaare könnte man annehmen, daß unter den Chemorezeptoren die Fasern von olfaktorischen Sinneszellen besonders dünn ausgebildet sind. Die folgende Durchmessergruppe von 0,5 - 1,5 µm könnte man den Axonen der akzessorischen mechanischen Sinneszellen vom Typ D und E bzw. denen der Sinneszellen des Mechanorezeptors Typ F zuordnen. Auffällig in beiden Nerven sind außerdem die wenigen Axone mit den großen Durchmessern bis 3,4 µm, die im distalen Palpensegment mit Sicherheit keine motorischen Fasern darstellen (vgl. Kap. D, 1.2.). Wegen der geringen Zahl könnte man vermuten, daß sie zu den Sinneszellen der Kuppelsensillen des Typs G gehören.

E. ABSCHLUSSDISKUSSION

Bei Grillen ist die universelle Bedeutung der Palpen als multimodale Rezeptororgane im Kopfbereich aus der vielseitigen Beteiligung im Verhalten und der entsprechend reichen Sensillenausstattung abzulesen. Die Palpen haben einerseits die mechanische Fähigkeit, Manipulationen von Freß- und Putzobjekten zu unterstützen, andererseits beherrschen sie als bewegliche Rezeptororgane den Tastraum vor dem Kopf, der von den weniger gelenkigen Antennen nicht oder nur schlecht erreicht werden kann. Obwohl aufgrund morphologischer Befunde nur Vermutungen zur Funktion der beschriebenen Strukturen geäussert werden können, erscheint es hier möglich, die funktionale Rolle von Palpen und Antennen gegenüberzustellen, weil sich die Beobachtungen zum Einsatz dieser Organe in Beziehung setzen lassen zu ihren Strukturmerkmalen, die sich mit solchen bekannter Funktion gut vergleichen lassen.

Es hat sich gezeigt, daß beide Rezeptororgane bis auf wenige Ausnahmen mit morphologisch gleichen Sensillentypen besetzt sind. Auf den Palpen sind sie in einem Sensillenfeld auf der Spitze konzentriert, wobei die vermuteten Kontakt-Chemorezeptoren überwiegen; auf den Antennen sind die in der Mehrzahl wahrscheinlich olfaktorischen Sensillen auf das ganze Organ verteilt, wenn auch eine Verdichtung im distalen Drittel besteht (vgl. DE RIDDER, 1974). Ähnlich wie die Maxillarpalpen tasten auch die Antennen den Untergrund während der Lokomotion ab, führen also Sondierungsbewegungen durch. Sie übernehmen damit für die weiter entfernte Umgebung eine den Palpen ähnliche Funktion.

Maxillarpalpen und Antennen scheinen sich bei Ausfall eines Organs gegenseitig ersetzen zu können. Dies gilt vor allem für den Tastraum (vgl. Kap. B, 2.5., Antennenhaltung bei amputierten Maxillarpalpenspitzen bzw. Palpenhaltung bei festgelegten Antennen). In solchen Fällen werden auch die Labialpalpen trotz fehlender Reichweite stärker eingesetzt und tastend vorgestreckt.

Die motorische Kontrolle von Palpen und Antennen scheint von verschiedenen Zentren auszugehen. Der weitgehend unabhängige Ablauf der Sondierungsbewegung der Palpen weist schon auf die Trennung ihrer Motorik von anderen Systemen hin. Betrachtet man außerdem die Einfangbewegung der Antenne vor dem Putzen, beschränkt sich ihr aktiver Bewegungsanteil auf das Senken. Sie wird durch das Bein unter den Kopf geführt, der dann durch fein abgestimmte Drehbewegungen den Fühler in die zum Putzen richtige Position bringt,wobei die Palpen zum Auffinden und Ausrichten wesentliche Informationen liefern. Die Mundgliedmaßen (außer dem Labrum) werden aber, wie viele Kopfstellmuskeln (HUBER, 1960), vom Unterschlundganglion versorgt, in das die sensorischen Axone der Maxillar- und Labialpalpen eintreten (BLANEY & CHAPMAN, 1969 a). Motorische Befehle für das Vorderbein aus dem ersten Thorakalganglion und an die Antennen aus dem Deuterocerebrum (HUBER, 1960) bewirken in diesem Zusammenhang nur grobe, hinführende Bewegungen. Das Unterschlundganglion scheint somit eine wichtige Schaltstelle zur Feinkontrolle des Kopfes und der Mundwerkzeuge darzustellen, wenn auch im Oberschlundganglion Interneuronensysteme vermutet werden, die den jeweiligen motorischen Zentren vorgeschaltet sind und sie steuern und kontrollieren (HUBER, 1960).

Die räumliche und funktionale Aufteilung des Sinnesraumes auf verschiedene, aber ähnlich ausgestattete Rezeptororgane wirft andererseits die Frage nach der zentralen Integration der sensorischen Information auf. Bei Locusta und Periplaneta enden die sensorischen Axone aus der Antenne in den Glomeruli des Deuterocerebrums (BOECKH et al., 1970; WALDOW, 1975; BOECKH et al., 1976). Nach ERNST et al. (1977) reichen die Rezeptoren der Maxillarpalpen von Locusta und Periplaneta mit ihren Axonen bis in den Lobus glomeratus im Tritocerebrum, der auch die Endigungen des Lobus glomeratus des Deuterocerebrums enthält. Außerdem ist er über das Faserbündel des Tractus olfactorio-globularis mit dem Deuterocerebrum verbunden. Im Calyx des Pilzkörpers, der das Hauptverschaltungszentrum für olfaktorische Reize darstellen soll (WEISS, 1974; STRAUSFELD, 1976), werden die Eingänge aus den Palpensensillen und den Antennensensillen noch getrennt repräsentiert (ERNST et al., 1977).

Um die speziellen Funktionskreise von Palpen und Antennen als chemorezeptorische Organe zu verstehen, sind die Natur chemischer Reize und die darin begründeten Anforderungen an ein entsprechendes Rezeptororgan zu berücksichtigen. Chemische Signale variieren in der Art ihrer Molekülbausteine und in deren Konzentrationen, weniger in einer zeitlichen Modulation durch den Sender. Außerdem können sie nur ungerichtet abgegeben werden. Ihre Information liegt wesentlich im Auftreten (z.B. Alarmstoffe, Pheromone, Phagostimulantien), das verschiedene Verhaltensreaktionen hervorrufen kann. In vielen Fällen wird aufgrund des Reizes dessen Ursprungsort gesucht. Wie weit der chemische Reiz selbst zur Orientierung beitragen kann, hängt von der Entfernung zwischen Sender und Empfänger ab. Im Fall des direkten Kontakts kann der Ort der Reizquelle über die Position des Rezeptororgans propriorezeptiv ermittelt werden. In einer geringfügig größeren Entfernung ist der Diffusionsgradient eines Duftstoffes noch relativ ungestört und könnte insofern als räumliches Muster erkannt und zur Orientierung benutzt werden. Bei steigender Entfernung sinkt die Konzentration. Zusätzlich geht mit immer größerer Wahrscheinlichkeit das räumliche Konzentrationsmuster durch Verwirbelungen in der natürlichen Umgebung verloren. Es muß dann eine andere Reizmodalität als Orientierungshilfe hinzu genommen werden, wie z.B. die Windrichtung (KENNEDY, 1978).

Die Antennen scheinen mit den zahlreichen Sensillen mit Wandporen, für die olfaktorische Funktionen angenommen werden können (vgl. Kap. D, IV.), gut an die Aufgaben eines Riechorgans angepaßt. Ihre Beweglichkeit ausschließlich über die Basalglieder erlaubt zwar nur grobe Bewegungen, aber die außerordentliche Länge der Antennengeißeln erfaßt eine große Raumdistanz. Die Ansammlung gleicher Sensillentypen könnte die Sensitivität für niedrige Duftkonzentrationen erhöhen. Die Aufreihung über eine einzige Geißel ließe sogar die einseitige simultane Entschlüsselung eines Konzentrationsgradienten im Nahbereich zu. Zusätzlich ermöglicht der Besatz der Antenne mit den vermutlich mechanischen und gustatorischen Sinneshaaren ihren Einsatz im Tastraum.

Je kürzer die Entfernung zur Reizquelle, umso mehr wird das Rezeptororgan an die Oberflächenstruktur des Substrats gebunden. Für eine feine räumliche Auflösung wird daher eine gute Beweglichkeit wichtig. Darüber hinaus kann eine hohe Dichte der Sensillen die räumliche Musterauflösung verbessern. Das Abtasten einer Fläche im direkten Kontakt verlangt propriorezeptive Rückmeldungen zur Kontrolle der Bewegungen und direkte Meldungen des Sensillenfeldes, um die Ortsinformation nicht zu verlieren. Entsprechend sind Kontakt-Chemorezeptoren meist mit einem Mechanorezeptor gekoppelt (HANSEN & HEUMANN, 1971).

Die Palpen scheinen als multimodales Rezeptororgan an die geforderten Eigenschaften für den Einsatz im Nahbereich gut angepaßt. Das Sensillenfeld auf der Spitze kann durch die große Beweglichkeit des Tasters wie eine Meßsonde in alle notwendigen Positionen gebracht werden. Die in einem Feld auf den Ventralflächen der Maxillarpalpenspitzen angeordneten Haare des vermutlich rein gustatorischen Typs B (ohne Mechanorezeptor) könnten durch ihre hohe Dichte simultane, räumliche Reizmusterauflösung leisten. Das Fehlen eines akzessorischen Mechanorezeptors in diesen Sensillen könnte durch die zwischen ihnen sitzenden, sicher mechanischen Sinneshaare des Typs F ausgeglichen werden. Diese Fläche hält den Kontakt zum Objekt meist länger aufrecht (vgl. Kap. B, 1.1., Freßverhalten).

Während der schnellen Sondierungsbewegung dürften vor allem die Sensillen des Typs D wichtig sein, die sehr dicht auf der distalen Region der Palpenspitze sitzen. Sie gehören wahrscheinlich zu dem gemischt modalen Sensillentyp (gustatorisch/ mechanorezeptorisch) und scheinen ebenfalls zur simultanen Mustererkennung fähig. Darüber hinaus würde die Sondierungsbewegung durch sukzessive Informationsaufnahme bewirken, daß die Reize nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich häufiger gesammelt werden können, d.h. daß eine erhöhte Ortsfrequenz erreicht wird (vgl. BLANEY & DUCKET, 1975). Gleichzeitig würde auch einer Adaptation der Rezeptoren vorgebeugt werden (BLANEY & CHAPMAN, 1970; BLANEY & DUCKET, 1975).

Berührreize beinhalten wegen ihrer minimalen Körperdistanz immer eine potentialle Gefahr. Um rechtzeitig reagieren zu können, muß ein Reiz schnell auf schädliche Einflüsse geprüft werden. Möglicherweise hat der seltenere Haartyp E eine solche allgemeine chemorezeptorische Warnfunktion. Dafür spricht seine gleichmäßige Verteilung über das gesamte Sensillenfeld, seine alle anderen Sensillen überragende Länge und die Kombination von kontakt-chemorezeptiven und mechanorezeptiven Sinneszellen. Schon die Sondierungsbewegung selbst entspricht aber den Anforderungen einer Alarm- und Suchbereitschaft, bei der die direkte Umgebung ständig nach Informationen abgetastet wird (= "sondieren"), um das Verhalten darauf abstimmen zu können.

Zur Kontrolle der Berührungsstärke, vielleicht um ein zu starkes Eindrücken der weichen Palpenspitze (vgl. BLANEY & CHAPMAN, 1970) zu verhindern, könnten die überall sitzenden Haare des Typs F und die Sensillen des Typs G2 als Mechanorezeptoren dienen. Die Kuppelsensillen auf der dorsalen Außenseite der Palpenspitze scheinen geeignet, den Lymphdruck zu messen, dessen mögliche extensorische Funktion bei der Palpenbewegung schon diskutiert worden ist (vgl. Kap. D, IV.). Auch die Sensillen mit Wandporen, Typ A, C1 und C2, denen man olfaktorische, hygro- oder thermorezeptive Eigenschaften zuschreiben kann (vgl. Kap. D, IV.), wären auf der nach außen gerichteten Seite der Palpenspitze für die von ihnen in der näheren Umgebung zu messenden Duft-, Feuchtigkeits- und Temperaturreize gut exponiert.

Demnach lassen sich Bewegungsweise und Sensillenbesatz der Palpen als funktionelle Einheit verstehen. Grillen könnten mit diesem multimodalen Rezeptorfeld ein ausgedehntes Spektrum verschiedener Reizmuster diskriminieren. Um einen Eindruck von der Komplexität eines denkbaren natürlichen Reizes und der Auflösungsmögichkeit des Sensillenfeldes zu geben, zeigt Abb. 57 ein REM-Bild einer Blattoberfläche im Größenvergleich zur Maxillarpalpenspitze (vgl. auch CHAPMAN, 1977). Beim Abtasten werden Sensillen in Sekrettröpfchen, auf die Wachsoberfläche der Blattepidermis, auf Blattadern, Spaltöffnungen etc. treffen. Aus den qualitativen wie quantitativen Informationen der einzelnen Rezeptoren

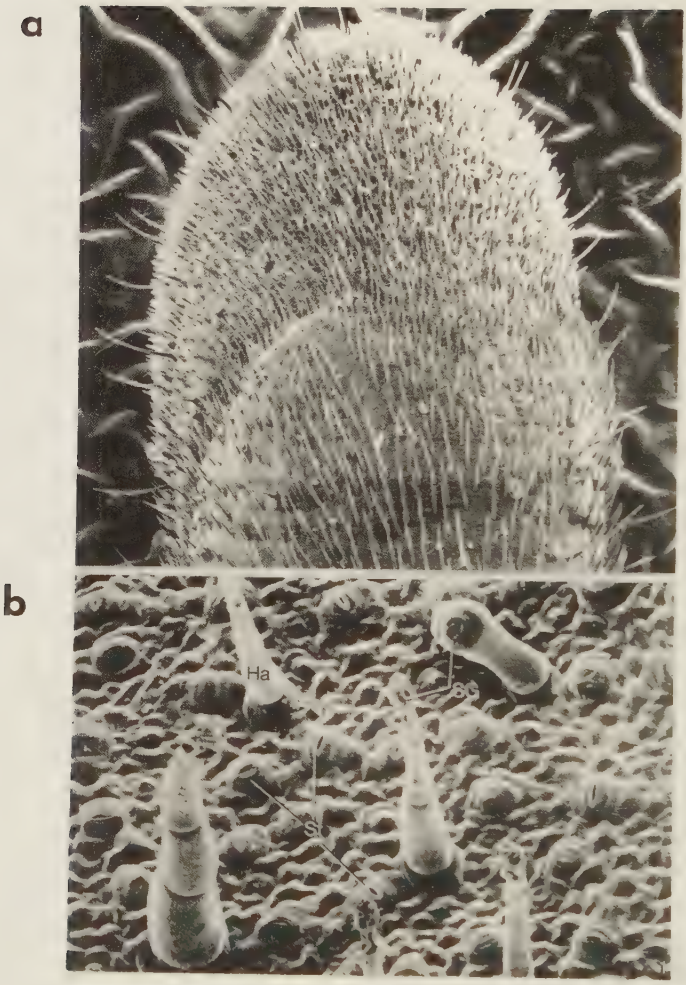


Abb. 57 Größenvergleich zwischen dem Sensillenfeld des Maxillarpalpus und einer Blattoberfläche

(REM-Aufnahmen, Maßstab 100 µm)

a) Maxillarpalpenspitze von G. bimaculatus

b) Epidermis eines Tabakblattes (aus KESSEL & SHIH, 1974)

Das dichte Sensillenfeld könnte alle Feinheiten der Blattoberfläche auflösen.

Ha Haar, SG Sekretdrüse, ST Stoma

könnte sowohl die Proportion der Reize wie ihre räumliche Anordnung auf der Blattoberfläche ausgewertet werden. Demnach scheint das Sensillenfeld des Grillenpalpus geradezu für eine breite Informationsaufnahme spezialisiert.

Im Vergleich zu den Grillen besitzen Schaben ein sehr ähnliches Sensillenfeld auf den Maxillarpalpenspitzen. Allerdings befindet sich der Bereich membranöser Cuticula nur auf der Ventralseite. Er ist bei Periplaneta sehr ausgedehnt und äußerst dicht mit Sensillen besetzt (2300 Sinneshaare, Dichte 200000/mm^2, ALTNER, 1977, b), die reine Kontakt-Chemorezeptoren (ohne Mechanorezeptoren) darstellen und in ihrem Aussehen Typ B ähneln (BURRY & MORAN, 1973; ALTNER, 1975, 1977 a, b). In der festen Cuticula des Palpenschafts auf der distalen Kappe bis hin zur Dorsalseite sind zahlreiche mechanorezeptorische und olfaktorische Haare zu finden (ALTNER, persönliche Mitteilung).

Demgegenüber sind bei Acridiern die Palpen mit einem vergleichsweise kleinen Sensillenfeld als eindrückbare Kappe über dem Endglied ausgestattet. Es wurden nur bis zu 500 Sinneshaare von maximal 3 verschiedenen, in der Mehrzahl gustatorischen Sensillentypen gezählt (CHAPMAN, 1966; THOMAS, 1966; LE BERRE et al., 1967; BLANEY & CHAPMAN, 1969 b; BLANEY et al., 1971; BLANEY, 1974, 1977). Für Locusta z.B. besteht durch ihre mehr oder weniger starke Futterspezialisierung im Vergleich zu den omnivoren Grillen oder Schaben keine Notwendigkeit, unter vielen verschiedenen Nahrungsmöglichkeiten zu wählen; das "passende" oder "nicht passende" Futter läßt sich an wenigen, aber spezifischen Reizen erkennen(z.B. Wachse der Blattoberfläche, BERNAYS et al., 1975, 1976; BERNAYS & CHAPMAN, 1977). Dies verlangt weder eine hohe Rezeptordichte, noch eine breite Erfassung verschiedener Reizmodalitäten.

Auch bei der augenlosen Campodea sensillifera, einem Vertreter der noch sehr ursprünglichen Dipluren, ist ein ähnliches Sensillenfeld (ca. 350 Schmeckhaare des gemischt-modalen Typs) auf den Labialpalpen vorhanden (BARETH & JUBERTHIE-JUPEAU, 1977). Die Ausbildung eines solchen Rezeptorfeldes auf den distalen Palpen-

abschnitten scheint demnach sehr früh in der Evolution der Insekten entstanden und vor allem für Arten wichtig zu sein, die ein vielfältiges Nahrungsangebot nutzen. Bei Schmetterlingsraupen und Vorratsschädlingen, bei denen oft eine erhebliche Nahrungsspezialisierung vorherrschen kann, findet sich dort nur eine Gruppe von wenigen gustatorischen und mechanischen Rezeptoren: 6-8 Sensillen bei den Seidenraupen von Bombyx (ISHIKAWA, 1967) oder ca. 10 Sensillen bei den Larven des Mehlkäfers Tribolium (BEHAN & RYAN, 1978). Ganz anders geartet sind die Palpen der Bartmücken (Culicoides; ROWLEY & CORNFORD, 1972). Dort findet man keine Kontakt-Chemorezeptoren, sondern eine Gruppen von olfaktorischen Sensillen auf dem distalen Maxillarpalpenglied. Bei anophelinen und culicinen Stechmücken wiederum sind neben den Mechanorezeptoren die etwa 100 olfaktorischen Sensillen sogar auf das 2. - 4. der 5 Palpenglieder verteilt (MC IVER, 1971). Entsprechend scheint dieser Palpentyp auch kein Tastorgan darzustellen, sondern ihm wird u.a. rein mechanische Stützfunktion zugeschrieben (MC IVER & SIEMICKY, 1975).

Umgekehrt können auch andere Extremitäten eine zu den Grillenpalpen analoge Tastfunktion erfüllen, wie z.B. die klauenlosen Vorderbeine("Putzpfoten") des Kaisermantelweibchens vor der Eiablage (MAGNUS, 1950) oder die Antennen der Bienen beim Wabenbau (MARTIN & LINDAUER, 1966). Bemerkenswert ist, daß auf Bienenantennen und Grillenpalpen hakenförmige mechanorezeptive Haare auftreten, die kleiner als die umgebenden Sensillen sind (MARTIN & LINDAUER, 1966; ESSLEN & KAISSLING, 1976). Ob sie auch auf den Grillenpalpen eine bestimmte Eindringtiefe (wie bei den Spießborsten der Biene) kontrollieren, ist fraglich, da BLANEY & CHAPMAN (1970) bei Acridiern kein Eindringen der an der Palpierbewegung beteiligten Sensillen in die betastete Fläche beobachtet haben.

Die Untersuchungen der Palpen bei Grillen zeigen die Problematik eines wichtigen, aber nicht spezialisierten Systems. Wegen der Einbettung ihrer Funktionen in viele komplexe Verhaltensabläufe ist die Aufschlüsselung ihrer speziellen Bedeutung mühsam und verlangt weiterhin vor allem breite Verhaltensstudien, die den

Gesamtzusammenhang berücksichtigen (vgl. Balz). Die genaue Untersuchung solcher unspezialisierter Systeme scheint aber dennoch lohnend, weil die im Detail untersuchten, spezialisierten Sonderfälle zusammen noch nicht das Gesamtbild des "normalen" Funktionierens biologischer Mechanismen ergeben können.

F. ZUSAMMENFASSUNG

1) Die funktionale Rolle der Palpen wird durch die Kombination ihrer Eigenschaften als multimodales Rezeptororgan und als bewegliche Gliedmaße charakterisiert. Dadurch wird ihnen im Unterschied und in Ergänzung der Antennen ein spezieller Funktionsbereich in unmittelbarer Kopfnähe zugeordnet.

2) Im Verhalten lassen sich bei den Palpen zwei Typen von Bewegungsmustern unterscheiden:

(i) der gerichtete Einsatz beim gezielten Gebrauch von Maxillar- oder Labialpalpus allein.
Dabei können die Palpen als Manipulatoren von Putz- und Freßobjekten oder als Sensoren im Putz- und Freßverhalten oder bei der Kontaktaufnahme im Nahbereich dienen.

(ii) die Sondierungsbewegung, eine rhythmische, schnell tastende Bewegung beider Maxillarpalpen, die bei allgemeinen Such- und Orientierungshandlungen auftritt.

Der Einsatz beider Palpenpaare scheint unabhängig von anderen Systemen,wie die Analysen des Putz- und Freßverhaltens und der Lokomotion zeigen.

3) Auf der weichhäutigen Spitze jedes Palpus befindet sich ein dicht besetztes Sensillenfeld. Auf dem Maxillarpalpus lassen sich unter den insgesamt ca. 5000 Sinneshaaren morphologisch 9 Typen unterscheiden:

(i) Sensillen mit Wandporen: Typ A, C1, C2 (= 5%),
(ii) Sensillen mit Spitzenporus: Typ B, D, E (= 65%),
(iii) Sensillen ohne Poren: Typ F, G1, G2 (= 30%).

In Analogie zu ähnlichen Sensillen bekannter Struktur und Funktion kann man nach den vermutlich reizleitenden Systemen Typ A, C1 und C2 olfaktorische, Typ B, D und E kontakt-chemorezeptorische und Typ F, G1 und G2 mechanorezeptorische Funktionen zuschreiben.

Eine feinstrukturelle Besonderheit stellt das kompliziert gebaute Spitzenporensystem von Typ B dar.

Erste elektrophysiologische Messungen bestätigen für Typ E die gustatorischen Fähigkeiten. Auf die Riechfunktion der Sensillen mit Wandporen, die in größerer Anzahl auf den Antennen vorkommen, weist die Meßbarkeit von Antennogrammen hin.

Ein Vergleich der verschiedenen Sensillentypen in bezug auf die Verbindungen der extrazellulären Liquorräume zeigt bei fast allen Typen eine Trennung des äußeren von dem dendrit-enthaltenden Liquorraum; nur bei den Sensillen mit Porentubuli fusionieren beide. Dies ist je nach Permeabilitätseigenschaften der Dendritenscheide im Hinblick auf elektrische Transduktionsmodelle von Bedeutung.

4) Antennen und Palpen sind qualitativ mit weitgehend gleichem Sensillenbesatz ausgestattet. Dennoch zeigen die Palpen deutlich Anpassungen an die Funktion eines tastenden Nahsinnesorgans:

(i) Sie sind durch die Aufreihung mehrerer Gelenke sehr beweglich.

(ii) Die rhythmische Sondierungsbewegung könnte mit sukzessiver Informationsaufnahme zur besseren Auflösung komplexer Reizmuster durch erhöhte Ortsfrequenz der Reize beitragen.

(iii) Die Ausbildung eines mulitmodalen Sensillenfeldes auf dem distalen Palpenglied könnte außerdem ein simultanes Erkennen des Reizmusters ermöglichen. Die verschiedenen Sensillen scheinen auf den Palpenspitzen ihren vermuteten Funktionen entsprechend angeordnet.

(iv) Alle Sinneshaare der Palpenspitze sitzen in einer biegsamen, membranösen Cuticula, stabilisiert durch spezielle Sockelstrukturen. Diese Aufhängung könnte sie bei der mechanischen Beanspruchung während des Tastens vor Beschädigung schützen.

5) Durch die Ausstattung der Palpen mit diesem multimodalen Sensillenfeld, dessen Informationen beim Maxillarpalpus über 26000 Axone dem Gehirn zugeleitet werden, erscheint der Grillenpalpus spezialisiert für eine breite Informationsaufnahme.

H. LITERATURVERZEICHNIS

ADAMS, J. R., HOLBERT, P. H. & FORGASH, A. J. (1965): Electron microscopy of the contact chemoreceptors of the stable fly Stomoxys calcitrans (Diptera: Muscidae). Ann. entomol. Soc. Amer. 58, 909-917.

ALEXANDER, R. D. (1962): Evolutionary changes in cricket accoustical communication. Evolution 16, 443-467.

ALEXANDER, R. D. (1964): The evolution of the mating behaviour in Arthropods. Symp. roy. entomol. Soc. Lond. No. 2, 78-94.

ALEXANDER, R. D. & OTTO, D. (1967): The evolution of genitalia and mating behaviour in crickets (Gryllidae) and other Orthoptera. Misc. Publ. Museum Zool. Univ. Mich., No. 133, 1-62.

ALEXANDER, R. D. & THOMAS, E. S. (1959): Systematic and behaviour studies on the crickets of the Nemobius group (Orthoptera, Gryllidae, Nemobiinae). Ann. entomol. Soc. Amer. 52, 591-609.

ALTNER, H. (1975): The microfibre texture in a specialized plastic cuticle area within a sensillum field on the cockroach maxillary palp as revealed by freeze fracturing. Cell Tiss. Res. 165, 79-88.

ALTNER, H. (1977 a): Insektensensillen: Bau und Funktionsprinzipien. Verh. dtsch. Zool. Ges. 70, 139-153.

ALTNER, H. (1977 b): Insect sensillum specificity and structure: an approach to a new typology. In: Olfaction and Taste VI (J. Le MAGNEN & P. MAC LEOD. eds.) 295-303. Information Retrieval, London & Washington DC.

ALTNER, H., SASS, H. & ALTNER, I. (1977): Relationship between structure and function of antennal chemo-, hygro-, and thermoreceptive sensilla in Periplaneta americana. Cell Tiss. Res. 176, 389-405.

ALTNER, H. & THIES, G. (1972): Reizleitende Strukturen und Ablauf der Häutung an Sensillen einer euedaphischen Collembolenart. Z. Zellforsch. 129, 196-216.

ANDERSEN, S. O. & WEIS-FOGH, T. (1964): Resilin. A rubber like protein in arthropod cuticle. Adv. Insect Physiol. 2, 1-66.

BAKER, J. R. (1958): Principles of biological microtechnique. Methuen, London.

BARETH, C. & JUBERTHIE-JUPEAU, L. (1977): Ultrastructure des soies sensorielles des palpes labiaux de Campodea sensillifera (Conde et Mathieu) (Insecta: Diplura). Int. J. Morphol. 6, 191-200.

BARTH, F. G. (1971): Der sensorische Apparat der Spaltsinnesorgane (Cupiennius salei Keys., Araneae). Z. Zellforsch. 112, 212-246

BARTH, F. G. (1973): Bauprinzipien und adäquater Reiz bei einem Mechanorezeptor. Verh. dtsch. Zool. Ges. 66, 25-31.

BARTON BROWNE, L. & GERWEN, A. C. M. van (1976): Regulation of water ingestion by the locust Chortoicetes terminifera: The effect of injections into the haemolymph. Physiol. Entomol. 1, 159-167.

BEHAN, M. & RYAN, M. (1978): Ultrastructure of a maxillary sensory receptor of Tribolium larvae. Manuskript.

BERNAYS, E. A., BLANEY, W. M. & CHAPMAN, R. F. (1972): Changes in chemoreceptor sensilla on the maxillary palps of Locusta migratoria in relation to feeding. J. exp. Biol. 57. 745-753.

BERNAYS, E. A., BLANEY, W. M. & CHAPMAN, R. F. (1975): The problems of perception of leaf-surface chemicals. In: Olfaction & Taste V (D. A. DENTON & J. P. COGHLAN, eds.), 227-229. Academic Press, New York, San Francisco, London.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1972): The control of changes in peripheral sensilla associated with feeding in Locusta migratoria (L.). J. exp. Biol. 57, 755-763.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1973): The regulation of feeding in Locusta migratoria: Internal inhibitory mechanisms. Ent. exp. appl. 16, 329-342.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1974 a): Changes in haemolymph osmotic pressure in Locusta migratoria in relation to feeding. J. Entomol. (A) 48, 149-155.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1974 b): The effect of meal size of nymphs of Locusta migratoria. J. exp. Biol. 61, 473-480.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1974 c): The regulation of food intake by Acridids. In: Experimental analysis of insect behaviour (L. BARTON BROWNE, ed.), 48-49, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

BERNAYS, E. A. & CHAPMAN, R. F. (1977): Deterrent chemicals as a basis of oligophagy in Locusta migratoria (L.). Ecological Entomol. 2, 1-18.

BERNAYS, E. A., CHAPMAN, R. F., MACDONALD, J. & SALTER, J. E. R. (1976): The degree of oligophagy in Locusta migratoria (L.). Ecological Entomol. 1, 223-230.

BERNAYS, E. A. & MORDUE (LUNTZ), A. J. (1973): Changes in the palp tip sensilla of Locusta migratoria in relation to feeding: The effect of different levels of hormone. Comp. Biochem. Physiol. 45 A, 451-454.

BERRE, J. R. LE, SINOIR, Y. & BOULAY, C. (1967): Étude de l'équipement sensoriel de l'article distal des palpes chez la larve de Locusta migratoria migratorioides (F. et R.). C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. D, 265, 1717-1720.

BLANEY, W. M. (1974): Electrophysiological responses of the terminal sensilla on the maxillary palps of Locusta migratoria (L.) to some electrolytes and non-electrolytes. J. exp. Biol. 60, 275-293.

BLANEY, W. M. (1975): Behavioural and electrophysiological studies of taste discrimination by the maxillary palps of larvae of Locusta migratoria (L.). J. exp. Biol. 62, 555-569.

BLANEY, W. M. (1977): The ultrastruture of an olfactory sensillum on the maxillary palps of Locusta migratoria (L.) Cell Tiss. Res. 184, 397-409.

BLANEY, W. M. & CHAPMAN, R. F. (1969 a): The anatomy and histology of the maxillary palp of Schistocerca gregaria (Orthoptera, Acrididae). J. Zool., Lond. 157, 509-535.

BLANEY, W. M. & CHAPMAN, R. F. (1969 b): The fine structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of Schistocerca gregaria (Forskal), (Orthoptera, Acrididae). Z. Zellforsch. 99, 74-97.

BLANEY, W. M. & CHAPMAN, R. F. (1970): The functions of the maxillary palps of Acrididae(Orthoptera). Ent. exp. & appl. 13, 363-376.

BLANEY, W. M., CHAPMAN, R. F. & COOK, A. G. (1971): The structure of the terminal sensilla on the maxillary palps of Locusta migratoria (L.) and changes associated with moulting. Z. Zellforsch. 121, 48-68.

BLANEY, W. M. & DUCKETT, A. M. (1975): The significance of palpation by the maxillary palps of Locusta migratoria (L.): An electrophysiological and behavioural study. J. exp. Biol. 63, 701-712.

BOECKH, J. (1962): Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (Necrophorus, Coleoptera). Z. vgl. Physiol. 46, 212-248.

BOECKH, J. (1967): Reaktionsschwelle, Arbeitsbereich und Spezifität eines Geruchsrezeptors auf der Heuschreckenantenne. Z. vgl. Physiol. 55, 378-406.

BOECKH, J., ERNST, K.D., SASS, H. & WALDOW, U. (1976): Zur nervösen Organisation antennaler Sinneseingänge bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Riechbahn. Verh. dtsch. Zool. Ges. 69, 123-139.

BOECKH, J., KAISSLING, K. E. & SCHNEIDER, D. (1965): Insect olfactory receptors. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 30, 263-280.

BOECKH, J., SANDRI, C. & AKERT, K. (1970): Sensorische Eingänge und synaptische Verbindungen im Zentralnervensystem von Insekten. Z. Zellforsch. 103, 429-446.

BOECKH, J., ERNST, K.D., SASS, H. & WALDOW, U. (1976): Zur nervösen Organisation antennaler Sinneseingänge bei Insekten unter besonderer Berücksichtigung der Riechbahn. Verh. dtsch. Zool. Ges. 69, 123-139.

BOULIGAND, Y. (1965): Sur une architecture torsadée répandue dans les nombreuses cuticules d'Arthropodes. C. R. Acad. Sci. (Paris) 261, 3665-3668.

BRÜCK, E. & STOCKEM, W. (1972 a): Morphologische Untersuchungen an der Cuticula von Insekten. I. Die Feinstruktur der larvalen Cuticula von Blaberus trapezoideus Burm.. Z. Zellforsch. 132, 403-416.

BRÜCK, E. & STOCKEM, W. (1972 b): Morphologische Untersuchungen an der Cuticula der Insekten. II. Die Feinstruktur der larvalen Cuticula von Periplaneta americana (L.).Z. Zellforsch. 132, 417-430.

BURRY, R. W. & MORAN, D. T. (1973): Sense organs in the cockroach maxillary palp. Naturwissenschaften 60, 521.

CASON, J. E. (1950): A rapid one-step Mallory-Heidenhain stain for connective tissue. Stain Technol. 25.

CHAPMAN, R. F. (1966): The mouthparts of Xenocheila zarudnyi (Orthoptera, Acrididae). J. Zool. Lond. 148, 277-288.

CHAPMAN, R. F. (1977): The role of the leaf surface in food selection by acridids and other insects. Colloq. Int. C.N.R.S. 265, 33-149.

DENNELL. R. & MALEK, S. R. A. (1954): The cuticle of the cockroach Periplaneta americana, I. Proc. roy. Soc. Lond. B 143, 126-136.

DETHIER, V. G. (1954): The physiology of olfaction in insects. Ann. N. Y. Acad. Sci. 58, Art. 2, 139-157.

DETHIER, V. G. (1973): Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. II. Taste spectra in relation to food-plant discrimination. J. comp. Physiol. 82, 103-134.

DETHIER, V. G. & CHADWICK, L. E. (1948): Chemoreception in insects. Physiol. Rev. 28, 220-254.

DETHIER, V. G. & KUCH, J. H. (1971): Electrophysiological studies of gustation in lepidopterous larvae. I. Comparative sensitivity to sugars, amino acids, and glycosides. Z. vergl. Physiol. 72, 343-363.

ELLIS, P. E. (1963): An experimental study of feeding, basking, marching, and pottering in locust nymphs. Behaviour 20, 282-310.

ERNST, K. D. (1969): Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers Necrophorus (Coleoptera). Z. Zellforsch. 94, 72-102.

ERNST, K. D. (1972): Die Ontogenie der basiconischen Riechsensillen auf der Antenne von Necrophorus (Coleoptera). Z. Zellforsch. 129, 217-236.

ERNST, K. D., BOECKH, J. & BOECKH, V. (1977): A neuroanatomical study on the organization of the central antennal pathway in insects. Cell Tiss. Res. 176, 285-308.

ESSLEN, J. & KAISSLING, K. E. (1976): Zahl und Verteilung antennaler Sensillen bei der Honigbiene (Apis mellifera) L.. Zoomorphologie 83, 227-251.

FILSHIE, B. K. (1970): The resistance of epicuticular components of an insect to extraction with lipid solvents. Tissue & Cell 2, 181-190.

FOELIX, R. F., CHU-WANG, I. W. & BECK, L. (1975): Fine structure of tarsal sensory organs in the whip spider Admetus pumilio (Amblypigi, Arachnida). Tissue & Cell 7, 331-346.

FOGAL, W. & FRAENKEL, G. (1970): Histogenesis of the cuticle of the adult flies, Sarcophaga bullata and S. argyrostoma. J. Morphol. 130, 137-150.

FRINGS, G. & FRINGS, M. (1949): The loci of contact chemoreceptors in insects. A review with new evidence. Amer. Midl. Natural. 41, 602-658.

FULTON, B. B. (1931): A study of the genus Nemobius. (Orthoptera: Gryllidae). Ann. entomol. Soc. Am. 24, 205-237.

GABBUT, P. D. (1954): Notes on the mating behaviour of Nemobius sylvestris (Bosc) (Orth., Gryllidae). Brit. J. Anim. Behav. 2, 84-88.

GAFFAL, K. P. (1976 a): Die Feinstruktur der Sinnes- und Hüllzellen in den antennalen Schmecksensillen von Dysdercus intermedius Dist. (Phyrrhocoridae, Heteroptera). Protoplasma 88, 101-115.

GAFFAL, K. P. (1976 b): The stimulus transmitting apparatus in the trichobothria of the bugs Pyrrhocoris apertus L. and Dysdercus intermedius Dist. and its influence on the dynamic of excitation in these sensilla. Experientia 32, 166-168.

GAFFAL, K. P. & BASSEMIR, U. (1974): Vergleichende Untersuchung modifizierter Cilienstrukturen in den Dendriten mechano- und chemosensitiver Rezeptorzellen der Baumwollwanze Dysdercus und der Libelle Agrion. Protoplasma 82, 177-202.

GAFFAL, K. P. & HANSEN, K. (1972): Mechanorezeptive Strukturen der antennalen Haarsensillen der Baumwollwanze Dysdercus intermedius Dist.. Z. Zellforsch. 132, 79-94.

GAFFAL, K. P., TICHY, H., THEISS, J. & SEELIGER, G. (1975): Structural polarities in mechanosensitive sensilla and their influence on stimulus transmission. Zoomorphology 82, 79-103.

GANGWERE, S. K. (1960): The use of the mouthparts of orthoptera during feeding. Entomol. News 71, 193-206.

GERHARDT, U. (1913): Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden, I. Zool. Jb., Abt. Syst. 35, 415-530.

GERHARDT, U. (1914): Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. II. Zool. Jb., Abt. Syst. 37, 1-64.

GNATZY, W. (1978): Development of the filiform hairs on the cerci of Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). Cell Tiss. Res. 187, 1-24.

GNATZY, W. & SCHMIDT, K. (1971): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). I. Die Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. 122, 190-209.

GNATZY, W. & SCHMIDT, K. (1972 a): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). IV. Die Häutung der kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. 126, 223-239.

GNATZY, W. & SCHMIDT, K. (1972 b): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). V. Die Häutung der langen Borstenhaare an der Cercusbasis. J. Microscopie 14, 75-84.

GNATZY, W. & TAUTZ, J. (1977): Sensitivity of an insect mechanoreceptor during moulting. Physiol. Entomol. 2, 279-299.

HANSEN, K. & HEUMANN, H. G. (1971): Die Feinstruktur der tarsalen Schmeckhaare der Fliege Phormia terraenovae Rob.- Desv.. Z. Zellforsch. 117, 419-442.

HASKELL, P. T. & MORDUE (LUNTZ), A. J. (1969): The role of mouthpart receptors in the feeding behaviour of Schistocerca gregaria. Ent. exp. & appl. 12, 591-610.

HASKELL, P. T. & SCHOONHOVEN, L. M. (1969): The function of certain mouth part receptors in relation to feeding in Schistocerca gregaria and Locusta migratoria migratorioides. Ent. exp. & appl. 12, 423-440.

HEPBURN, H. R. & CHANDLER, H. D. (1976): Material properties of arthropod cuticles: The arthrodial membranes. J. comp. Physiol. 109, 177-198.

HÖRMANN-HECK, S. von (1957): Untersuchungen über den Erbgang einiger Verhaltensweisen bei Grillenbastarden(Gryllus campestris L. vs Gryllus bimaculatus De Geer). Z. Tierpsychol. 14, 137-183.

HODGSON, E. S., LETTVIN, J. Y. & ROEDER, K. D. (1955): Physiology of a primary chemoreceptor unit. Science 122, 417-418.

HOFFMANN, R. W. (1933): Zur Analyse des Reflexgeschehens bei Blatta orientalis L.. Z. vergl. Physiol. 18, 741-795.

HOLST, E. von (1939): Die relative Koordination als Phänomen und als Methode zentralnervöser Funktionsanalyse. Ergebn. Physiol. 42, 228-306.
HONEGGER, W. REIF, H. & MÜLLER, W. (1978): Eye cleaning behaviour in the cricket Gryllus campestris, sensory structures and electrophysiology. Manuskript.
HORI, N. & MORITA, H. Zitat bei REES (1968).
HUBER, F. (1955): Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von Gryllus campestris L.. Z. Tierpsychol. 12, 12-48.
HUBER, F. (1960): Auslösung von Bewegungsmustern durch elektrische Reizung des Oberschlundganglions bei Orthopteren (Saltatoria: Gryllidae, Acrididae). Verh. dtsch. Zool. Ges. 52, 248-269.
HUDDART, H. (1971): Ultrastructure of a peripheral nerve of Locusta migratoria migratorioides R. & F. (Orthoptera: Locustidae). Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 1, 29-41.
MC IVER, S. (1971): Comparative studies on the sense organs on the antennae and maxillary palps of selected male culicine mosquitoes. Canad. J. Zool. 49, 235-239.
MC IVER, S. & SIEMICKI, R. (1975): Palpal sensilla of selected anopheline mosquitoes. J. Parasitol. 61, 535-538.
ISHIKAWA, S. (1967): Maxillary chemoreceptors in the silkworm. In: Olfaction & Taste II (T. HAYASHI, ed.), 761-777. Pergamon Press, Oxford.
JANDER, U. (1966): Untersuchungen zur Stammesgeschichte von Putzbewegungen von Tracheaten. Z. Tierpsychol. 23, 799-844.
JACOBSON, M. (1972): Insect pheromones. Acad. Press, New York, London.
JUNG, K. (1937): Die Säuberungshandlungen der Ameisen, zugleich ein Beitrag zur Plastizität des Nervensystems. Zool. Jb. Abt. Syst. 69, 373-415.
KAFKA, W. A. (1970): Molekulare Wechselwirkungen bei der Erregung einzelner Riechzellen. Z.vergl. Physiol. 70, 105-143.
KAISSLING, K. E. (1971): Insect olfaction. In: Handbook of sensory physiology, Vol. IV, Chemical senses, Part 1, Olfaction (H. J. AUTRUM, R. JUNG, W. R. LOEWENSTEIN, D. M. MAC KAY & H. L. TEUBER, eds.), 351-431, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
KAISSLING, K. E. (1974): Sensory transduction in insect olfactory receptors. In: Biochemistry of sensory functions (L. JAENICKE, ed.), 243-273. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
KARUHIZE, G. (1971): The structure of the postantennal organ in Onychiurus sp. (Insecta: Collembola) and its connection to the central nervous system. Z. Zellforsch. 118, 263-282.
KHALIFA, A. (1950): Sexual behaviour in Gryllus domesticus L. Behaviour 2, 264-274.
KEIL, T. (1976): Sinnesorgane auf den Antennen von Lithobius forficatus L. (Myriapoda, Chilopoda). I. Die Funktionsmorphologie der "Sensilla trichodea". Zoomorphologie 84, 77-102.
KENNEDY, J. S. (1978): The concepts of olfactory "arrestment"and "attraction". Physiol. Entomol. 3, 91-98.
KESSEL, R. G. & SHIH, C. J. (1974): Scanning electron microscopy in biology. 191. Springer Verlag, Berlin, Heidelbergm New York.

LANE, N. J. (1972): Fine structure of a lepidopteran nervous system and its accessibility to peroxidase and lanthanum. Z. Zellforsch. 131, 205-222.
LANE, N. J. & TREHERNE, J. E. (1973): The ultrastructural organization of peripheral nerves in two insect species (Periplaneta americana and Schistocerca gregaria). Tissue & Cell 5, 703-714.
LAUDIEN, H. (1970): Über die Beeinflussung der Häufigkeit deplacierten Putzens bei der Schabe Blaberus craniifer (Blattaria) durch Veränderung der Versuchsbedingungen und Läsionen am Körper und am Zentralnervensystem. Z. Tierpsychol. 27, 136-149.
LEVITA, B. (1962): Contribution a l'étude du méchanisme d'un effet de groupe chez un insecte orthoptère: Gryllus bimaculatus De Geer. Bull. Soc. Zool. France 87, 197-221.
LEWIS, C. T. (1970): Structure and function in some external receptors. Symp. roy. ent. Soc. Lond., No. 5, 59-76.
LOCKE, M. (1961): Pore canals and related structures in insect cuticle. J. Biophys. Biochem. Cytol. 10, 589-618.
LOCKE, M. (1966): The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect, Calpodes ethlius (Lepidoptera, Hesperidae). J. Morphol. 118, 461-494.
LOCKE, M. (1969): The structure of an epidermal cell during the development of the protein epicuticle and the uptake of molting fluid in an insect. J. Morphol. 127, 7-40.
MAES, F. W. (1977): Simultaneous chemical and electrical stimulation of labellar taste hairs of the blowfly Calliphora vicina. J. Insect Physiol. 23, 453-460.
MAES, F. W. & OTTER, C. J. den (1976): Relationship between taste cell responses and arrangement of labellar taste setae in the blowfly Calliphora vicina. J. Insect Physiol. 22, 377-384.
MAGNUS, D. (1950): Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels Argynnis paphia L. (Lep., Nymphalidae). Z. Tierpsychol. 7, 435-449.
MANTON, S. M. (1958): The evolution of arthropodan locomotory mechanisms. Part 6. Habits and evolution of the Lysiopetaloidea (Diplopoda), some principles of leg design in Diplopoda and Chilopoda, and limb structure of Diplopoda. J. Linn. Soc. Zoology 43, 487-556.
MARTIN, H. & LINDAUER, M. (1966): Sinnesphysiologische Leistungen beim Wabenbau der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 53, 372-404.
MATTHES, D. (1960): Sozialsekrete und ihre Rolle im sexualbiologischen Geschehen der Insekten. Naturw. Rdsch. 8, 299-301.
MORAN, D. T. (1971): Loss of the sensory process of an insect receptor at ecdysis. Nature 234, 476-477.
MORAN, D. T. & CARTER ROWLEY III, J. (1975): High Voltage and scanning electron microscopy of the site of stimulus reception of an insect mechanoreceptor. J. Ultrastruct. Res. 50, 38-46.
MORAN, D. T., CARTER ROWLEY III, J., ZILL, S. N. & VARELA, F. G. (1976): The mechanism of sensory transduction in a mechanoreceptor. J. Cell Biol. 71, 832-847.
MORAN D. T., CHAPMAN, K. M. & ELLIS, R. A. (1971): The fine structure of cockroach campaniform sensilla. J. Cell Biol. 48, 155-173.

MORITA, H. (1969): Electrical signs of taste receptor activity. In: Olfaction & Taste III (C. Pfaffmann, ed.), 370-381. Rockefeller University Press, New York.
MORITA, H. & TAKEDA, K. (1957): The electrical resistance of the tarsal chemosensory hair of the butterfly, Vanessa indica. J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool. 13, 465-469.
NEVILLE, A. C. (1975): Biology of the arthropod cuticle. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
NEUFFER, G. (1954): Die Mallophagenhaut und ihre Differenzierungen. Zool. Jb. Abt. Anat. 73, 450-519.
NORRIS, M. J. (1970): Aggregation responses in ovipositing females of the desert locust with special references to chemical factors. J. Insect Physiol. 16, 1493-1515.
OTTE, D. & CADE, W. (1976): On the role of olfaction in sexual and interspecies recognition in crickets (Acheta and Gryllus). Anim. Behav. 24, 1-6.
OTTER, C. J. den (1972): Differential sensitivity of insect chemoreceptors to alkali cations. J. Insect Physiol. 18, 109-131.
PAUL, R. (1976): Acoustic response to chemical stimuli in ground crickets. Nature 263, 404-405.
PERCY, J. E. (1974): Ultrastructure of sex-pheromone gland cells and cuticle before and during release of pheromone in female eastern spruce budworm Christoneura fumiferana (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae). Can. J. Zool. 52, 695-705.
POPHAM, E. J. (1969): The anatomy in relation to feeding habits of Forficula auricularia and other Dermaptera. Proc. zool. Soc. London, 133, 251-300.
PRIESNER, E. (1968): Die interspezifischen Wirkungen der Sexuallockstoffe der Saturniidae (Lepidoptera). Z. vergl. Physiol. 61, 263-297.
PRINGLE, J. W. S. (1938): Proprioception in insects. I. A new type of mechanical receptor from the palps of the cockroach. J. exp. Biol. 15, 101-113.
PROMMERSBERGER, E. (1978): Die Sensillen des Funiculus von Drosophila spec. und ihre Entwicklung. Staatsexamens-Arbeit, Universität Regensburg.
REES, C. J. C. (1967): Transmission of receptor potential in dipteran chemoreceptors. Nature 215, 301-302.
REES, C. J. C. (1968): The effect of aqueous solutions of some 1:1 electrolytes on the electrical response of type 1 (salt) receptor cell in the labella of Phormia. J. Insect Physiol. 14, 1331-1364.
REGEN, J. (1913 a): Untersuchungen über die Stridulation von Gryllus campestris L. Männchen unter Anwendung der photographischen Registriermethode. Zool. Anz. 42, 143-144.
REGEN, J. (1913 b): Über die Anlockung des Weibchens von Gryllus campestris L. durch telephonisch übertragene Stridulationslaute des Männchens. Ein Beitrag zur Frage der Orientierung bei den Insekten. Pflügers Arch. Ges. Physiol. 155, 193-200.
RENCE, B. & LOHER, W. (1977): Contact chemoreceptive sex recognition in the male cricket, Teleogryllus commodus. Physiol. Entomol. 2, 225-236.
RICHARDS, A. G. (1952): Studies on arthropod cuticle. Biol. Bull. 103, 201-225.

RICHARDS, A. G. (1967): Sclerotization and the localization of brown and black colours in insects. Zool. Jb., Abt. Anat. 84, 25-62.
RICHARDS, T. J. (1952): Nemobius sylvestris in S. E. Devon. Entomologist 85, 83-87, 108-111, 136-141, 161-166.
RIDDER, M. DE (1974): Plastizität des Fühlerputzens bei Gryllus bimaculatus und mögliche neurale Ursachen. Diplomarbeit, Köln.
ROBERTS, M. J. (1972): The structure and function of the maxillary appendages in the american cockroach, Periplaneta americana (L.). Forma et functio 5, 253-272.
ROMEIS, B. (1948): Mikroskopische Technik. R. Oldenbourg, München.
ROSCISZEWSKA, M. & FUDALEWICZ-NIEMCZYK, W. (1974): The peripheral nervous system of the larva of Gryllus domesticus L. (Orthoptera). Part II. Mouth parts. Acta Biologica Cracoviensia 17, 19-39.
ROWLEY, W. A. & CORNFORD, M. (1972): Scanning electron microscopy of the pit of the maxillary palp of selected species of Culicoides. Can. J. Zool. 50, 1207-1210.
RÜTH, E. (1976): Elektrophysiologie der Sensilla chaetica auf den Antennen von Periplaneta americana. J. comp. Physiol. 105, 55-64.
SASS, H. (1976): Zur nervösen Codierung von Geruchsreizen bei Periplaneta americana. J. comp. Physiol. 107, 49-65.
SEXTON, O. J. & HESS, E. H. (1968): A pheromone-like dispersant affecting the local distribution of the european house cricket. Acheta domesticus. Biol. Bull. 134, 490-502.
SLIFER, E. H. (1970): The structure of arthropod chemoreceptors. Ann. Rev. Entomol. 15, 121-142.
SLIFER, E. H., GRUENWALD, T. F. J. & SEKHON, S. S. (1975): The maxillary palp organs of a wood boring beetle. Melittomma sericeum (Coleoptera, Lymexilonidae). J. Morphol. 147, 123-136.
SLIFER, E. H., PRESTAGE, J. J. & BEAMS, H. W. (1957): The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae) with special reference to those on the antenna. J. Morphol. 101, 359-397.
SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. 140-149. McGraw-Hill, New York, London.
SOKAL, R. R. & ROHLF , F. J. (1969): Biometry - the principles and practice of statistics in biology research. W. H. Freeman and Co., San Francisco.
SZYMANSKI, J. S. (1918): Abhandlungen zum Aufbau der Lehre von den Handlungen der Tiere. Pflügers Arch. 170, 1-244.
SCHALLER, D. (1978): Antennal sensory system of Periplaneta americana L. Cell Tiss. Res. 191, 121-139.
SCHMIDT, K. (1973): Vergleichende morphologische Untersuchungen an Mechanorezeptoren der Insekten. Verh. dtsch. Zool. Ges. 66, 15-25.
SCHMIDT, K. & GNATZY, W. (1971): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). II. Die Häutung der Faden- und Keulenhaare. Z. Zellforsch. 122, 210-226.

SCHMIDT, K. & GNATZY, W. (1972): Die Feinstruktur der Sinneshaare auf den Cerci von Gryllus bimaculatus Deg. (Saltatoria, Gryllidae). III. Die kurzen Borstenhaare. Z. Zellforsch. 126, 206-222.

SCHNEIDER, D. (1957): Elektrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mechanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners Bombyx mori L.. Z. vergl. Physiol. 40, 8-41.

SCHNEIDER, D. & HECKER, E. (1956): Zur Elektrophysiologie der Antenne des Seidenspinners Bombyx mori bei Reizung mit angereicherten Extrakten des Sexuallockstoffes. Z. Naturforsch. 11 b, 121-124.

SCHNEIDER, D. & STEINBRECHT, R. A. (1968): Checklist of insect olfactory sensilla. Symp. zool. Soc. Lond. No. 23, 279-297.

SCHOONHOVEN, L. M. & DETHIER, V. G. (1966): Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae. Arch. Neerl. Zool. 16, 497-530.

STARRE, V. van der (1972): Tarsal taste discrimination in the blowfly. Calliphora vicina Robineau-Desvoidy. Neth. J. Zool. 22, 227-282.

STEINBRECHT, R. A. (1964): Feinstruktur und Histochemie der Sexualduftdrüse des Seidenspinners, Bombyx mori L.. Z. Zellforsch. 64, 227-261.

STEINBRECHT, R. A. (1969 a): Comparative morphology of olfactory receptors. In: Olfaction & Taste III (C. Pfaffmann, ed.), 3-21. Rockefeller University Press, New York.

STEINBRECHT, R. A., (1969 b): On the question of nervous syncytia: lack of axon fusion in two insect sensory nerves. J. Cell Sci. 4, 39-53.

STEINBRECHT, R. A. (1973): Der Feinbau olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (Insecta, Lepidoptera). Z. Zellforsch. 139, 533-565.

STEINBRECHT, R. A. & MÜLLER, B. (1976): Fine structure of the antennal receptors of the bed bug, Cimex lectularius L.. Tissue & Cell 8, 615-636.

STRAUSFELD, N. J. (1976): Atlas of an insect brain. Springer Verlag, Berlin.

STÜRCKOW, B. (1967): Occurence of a viscouse substance at the tip of the labellar taste hair of the blowfly. In: Olfaction and Taste II (T. HAYASHI, ed.), 707-720. Pergamon Press, Oxford.

STÜRCKOW, B. (1970): Responses of olfactory and gustatory receptor cells in insects. Adv. Chemorec. 1, 107-159.

STÜRCKOW, B. (1971): Electrical impedance of labellar taste hair of the blowfly, Calliphora erythrocephala MG. Z. vergl. Physiol. 72, 131-143.

STÜRCKOW, B., ADAMS, J. R. & WILCOX, T. A. (1967): The neurons in the labellar nerve of the blowfly. Z. vergl. Physiol. 54, 286-289.

STÜRCKOW, B., HOLBERT, P. E., ADAMS, J. R. & ANSTEAD, R. J. (1973): Fine structure of the tip of the labellar taste hair of the blow flies, Phormia regina (Mg) and Calliphora vicina R.-D. (Diptera, Calliphoridae). Z. Morph. Tiere 75, 87-109.

THOMAS, J. G. (1966): The sense organs on the mouth parts of the desert locust (Schistocerca gregaria). J. Zool. 148, 420-448.

THURM, U. (1964): Mechanoreceptors in the cuticle of the honey bee. Fine structure and stimulus mechanism. Science 145, 1063-1065.
THURM, U. (1965): An insect mechanoreceptor. I. Fine structure and adequate stimulus. Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol. 30, 75-82.
THURM, U. (1970): Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände. Verh. dtsch. Zool. Ges. 64, 79-88.
THURM, U. (1972): The generation of receptor potentials in epithelial receptors. In: Olfaction & Taste IV (D. SCHNEIDER, ed.), 95-101. Wiss. Verlagsges., Stuttgart.
THURM, U. (1974): Basics of the generation of receptor potentials in epidermal mechanoreceptors of insects. Rhein. Westf. Akademie Wiss., Symp. Mechanoreception, 53, 355-385.
UEHARA, S. & MORITA, H. (1972): The effect of temperature on the labellar chemoreceptors of the blowfly. J. gen. Physiol. 59, 213-225.
UEXKÜLL, J. von, KRISZAT, G. (1934): Streifzüge durch die Umwelten von Tieren und Menschen. Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten. Sammlung: "Verständliche Wissenschaften", Berlin.
WALDOW, U. (1970): Elektrophysiologische Untersuchungen an Feuchte-, Trocken- und Kälte-Rezeptoren auf der Antenne der Wanderheuschrecke Locusta. Z. vergl. Physiol. 69, 249-283.
WALDOW, U. (1975): Multimodale Neurone im Deuterocerebrum von Periplaneta americana. J. comp. Physiol. 101, 329-341.
WEIS-FOGH, T. (1956): Tetanic force and shortening in locust flight muscle. J. exp. Biol. 33, 668-684.
WEISS, M. J. (1974): Neuronal connections and the function of the corpora pedunculata in the brain of the american cockroach. Periplaneta americana (L.). J. Morphol. 142, 21-70.
WEYRAUCH, W. K. (1930): Putzreflexe. Eine nervenphysiologische Studie. 1. Teil. Zool. Jb. Abt. Physiol. 47, 1-28.
WIGGLESWORTH, V. B. (1956): The haemocytes and connective tissue formation in an insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera). Quart. J. Microsc. Sci. 97, 89-98.
WIGGLESWORTH, V. B. (1959): The histology of the nervous system of an insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera). I. The peripheral nervous system. Quart. J. Microsc. Sci. 100, 285-298.
ZACHARUK, R. Y. (1962): Exuvial sheaths of sensory neurones in the larva of Ctenicera destructor (Brown) (Coleoptera, Elateridae). J. Morphol. 111, 35-47.
ZETTERQUIST, H. (1956): The ultrastructural organization of the columnar absorbing cells of the mouse jejunum. Stockholm, Aktiebolaget Godvil.
ZIPPELIUS, H. M. (1949): Die Paarungsbiologie einiger Orthopteren-Arten. Z. Tierpsychol. 6, 372-390.

Lebenslauf

Am 21. November 1949 wurde ich in Rüsselsheim/Main als Tochter des Kaufmanns Edgar Klein und seiner Ehefrau Lydia, geb. Schollmayer, als zweites Kind geboren.
In Köln besuchte ich die Volksschule und das Gymnasium im neusprachlichen Zweig und legte 1968 das Abitur an der Königin-Luise-Schule ab. Vom WS 1968/69 bis zum WS 1974/75 studierte ich an der Universität Köln Biologie (Hauptfach Biochemie, Nebenfächer Zoologie und Genetik). Im März 1974 erhielt ich mein Diplom. Seit dem SS 1975 studierte ich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München mit dem Studienziel der Promotion in Zoologie.